

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Patrones de estratificación de la comunidad de mariposas (Ropalocera:
Nymphalidae) de un bosque húmedo tropical del Chocó ecuatoriano

Disertación previa a la obtención del título de Licenciada en Ciencias
Biológicas

GABRIELA ALEJANDRA IRAZÁBAL VÁSQUEZ

Quito, 2014

CERTIFICACIÓN

Yo, Álvaro Barragán, Director Sustituto de la Disertación, certifico: que la señorita Gabriela Alejandra Irazábal Vásquez ha realizado la investigación sobre el tema: “Patrones de estratificación de la comunidad de mariposas (Rophalocera: Nymphalidae) de un bosque húmedo tropical del Chocó ecuatoriano” de acuerdo a las normas y técnicas establecidas. Una vez concluido y revisado el trabajo, conforme con las disposiciones reglamentarias, autorizo la presentación del informe respectivo.

Quito, 27 de Noviembre del 2014

Álvaro Barragán, M. Sc.

Director Sustituto de la Disertación

“There's nothing which can be more precious in you than your own relationship with your own consciousness.”

Yogi Bajan

AGRADECIMIENTOS

Mis infinitos agradecimientos a todas las personas que constituyen el pilar fundamental en la realización y culminación de este proyecto; en especial a mi Madre, por su amor, apoyo incondicional y por creer en mí. A mi querida Anais, mi pequeña mariposita, por ese amor tan puro e inspirador que alimenta mi vida.

A mi querida amiga y mentora, María Fernanda Checa, por sus consejos y enseñanzas, su fuerza por vivir y superación para ser mejor cada vez. A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, y a los investigadores, que me han apoyado con sus comentarios y correcciones: Álvaro Barragán, Verónica Crespo, Álvaro Pérez, Rafael Cárdenas, Carlos Carpio, Ing. Julio Sánchez, Patricio Salazar, Hugo Navarrete, Mercedes Rodríguez, Ana Lucía Flores, Myriam Rivera.

Al círculo trascendental en mi vida: mis amigas, maestras, hermanas, mentoras, compañeras y colegas, quienes me dieron luz y fuerzas para avanzar y aceptar todo lo que soy: a mi hermana Nathaly, Sat Prakash, Guru Jot, a mi prima Aurelia Zambrano, Erika, Emilia, Verónica, Camila, Elisa, María José, Amy Gee, Dianita, Yen, Felicia, mil gracias sin ustedes la vida no sería de colores. A mi padre; y a mis tíos, tías y abuelitos maternos que permanecen en mi corazón.

Finalmente, al Gurú que soy yo misma y quien sostuvo mi fe, fuerza, constancia y la gracia para atravesar con altitud y actitud grandes desafíos. A las mariposas, mis musas. Seres mágicos de la naturaleza, pequeñas “hadas haladas”, cómo las han bautizado, les agradezco humildemente por permitirme estudiarlas y, a través de ellas, sorprenderme con lo hermoso de la creación.

LISTA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	iv
LISTA DE CONTENIDOS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABLAS.....	ix
LISTA DE ANEXOS.....	x
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	3
3. INTRODUCCIÓN.....	4
3.1 ESTRATIFICACIÓN VERTICAL EN LAS MARIPOSAS.....	5
3.2 FACTORES ABIÓTICOS.....	6
3.3 FACTORES BIÓTICOS.....	7
3.4 JUSTIFICACIÓN DE LA DISERTACIÓN.....	10
3.5 OBJETIVOS.....	11
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
4.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	12
4.2 RECOLECCIÓN DE DATOS.....	12
4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	13
5. RESULTADOS.....	15
5.1 ABUNDANCIA DE INDIVIDUOS Y RIQUEZA DE ESPECIES.....	15
5.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS: MODELOS LINEALES GENERALES.....	16

5.3 MODELOS LINEALES GENERALES A NIVEL DE CADA SUBFAMILIA DE NYMPHALIDAE.....	17
5.3.1 BIBLIDINAE.....	17
5.3.2 CHARAXINAE.....	18
5.3.3 HELICONIINAE.....	18
5.3.4 NYMPHALINAE.....	19
5.3.5 LIMENITIDINAE.....	19
5.3.6 SATYRINAE.....	20
5.4 COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE NYMPHALIDAE.....	20
6. DISCUSIÓN.....	22
6.1 DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA DE INDIVIDUOS Y RIQUEZA DE ESPECIES.....	23
6.2 ANÁLISIS A NIVEL DE SUBFAMILIA.....	25
7. CONCLUSIONES.....	28
8. RECOMENDACIONES.....	29
9. LITERATURA CITADA.....	31
10. FIGURAS.....	36
11. TABLAS.....	46
12. ANEXOS.....	53

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la ubicación de la Reserva Río Canandé en la provincia de Esmeraldas, Ecuador (Tomado de Checa M., 2008).....	36
Figura 2. Esquema de la trampa Van Someren-Rydon utilizadas para recolectar las mariposas de las subfamilias de Nymphalidae a lo largo de un año de muestreo en la Reserva Río Canandé, Esmeraldas. (Tomado de Checa, 2006).....	37
Figura 3. Distribución de la abundancia (N) de individuos en la comunidad de mariposas de Nymphalidae, según los factores: estación (Húmeda y Seca) y estrato (Dosel y Sotobosque).....	38
Figura 4. Distribución de la riqueza (S) de especies en la comunidad de mariposas de Nymphalidae, según factores: estación (Húmeda y Seca) y estrato (Dosel y Sotobosque).....	38
Figura 5. Variación de la abundancia de individuos (N) y la riqueza de especies (S) de mariposas de las subfamilias de Nymphalidae recolectadas desde enero del año 2006 a abril del 2007, en la Reserva Río Canandé.....	39
Figura 6. Número de individuos (N) de las subfamilias de Nymphalidae recolectados en el dosel y sotobosque de 7 parcelas de bosque primario, en la Reserva Río Canandé, durante la época húmeda.....	40
Figura 7. Número de individuos (N) de las subfamilias de Nymphalidae recolectados en el dosel y sotobosque de 7 parcelas de bosque primario, en la Reserva Río Canandé, durante la época seca.....	41

Figura 8. Número de individuos (N) de las subfamilias de Nymphalidae recolectados en el dosel, durante las épocas húmeda y seca, dentro de 7 parcelas de bosque primario de la Reserva Río Canandé.....	42
Figura 9. Número de individuos (N) de las subfamilias de Nymphalidae recolectados en el sotobosque, durante las épocas húmeda y seca, dentro de 7 parcelas de bosque primario de la Reserva Río Canandé.....	43
Figura 10. Gráfico de la variación temporal de la abundancia de individuos de cada subfamilia de Nymphalidae, a lo largo del año durante la estación húmeda y seca, en la Reserva Río Canandé, Esmeraldas-Ecuador.....	44
Figura 11. Composición y estructura de la comunidad de mariposas de la familia Nymphalidae. Resultados del análisis no paramétrico NMDS (Stress = 0,1523) de las especies recolectadas durante la estación húmeda y seca, enero del 2006 a abril del 2007; y en los estratos dosel y sotobosque, dentro la Reserva Río Canandé, Esmeraldas-Ecuador.....	45

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Abundancia (N) de individuos y riqueza (S) de especies de cada subfamilia de mariposas de la familia Nymphalidae registradas en esta tesis.....	46
Tabla 2. Abundancia (N) de individuos y riqueza (S) de especies de la muestra total de mariposas de la familia Nymphalidae recolectadas en cada estación (húmeda y seca) y en cada estrato del bosque (dosel y sotobosque).....	46
Tabla 3. Variación de la abundancia (N) de individuos de cada subfamilia de Nymphalidae y su relación estación-estrato.....	47
Tabla 4. Variación de la riqueza (S) de especies de la comunidad de mariposas de Nymphalidae y su relación estación-estrato.....	48
Tabla 5. Resultados de los GLMs para abundancia (N) de individuos en cada subfamilia de Nymphalidae y las interacciones entre estación-estrato.....	49
Tabla 6. Resultados de los GLMs para riqueza (S) de especies en cada subfamilia de Nymphalidae y las interacciones con la estación y el estrato.....	50
Tabla 7. Abundancia (N) de individuos de cada subfamilia de Nymphalidae recolectados dentro de cada estrato (dosel y sotobosque) y en cada estación (húmeda y seca).....	51
Tabla 8. Resultados del ANOSIM.....	51
Tabla 9. Resultados del análisis multivariado SIMPER.....	52

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de mariposas de la comunidad de Nymphalidae recolectadas dentro de cada estación y estrato del bosque maduro.....	53
Anexo 2. Fotografía del lado dorsal de las especies que contribuyen mayormente para la separación de comunidades de la familia Nymphalidae a través del tiempo y espacio (Tomado de Checa M., 2008).....	59

1. RESUMEN

En este estudio realizado en un parche de bosque maduro del Chocó ecuatoriano en la Reserva Río Canandé se evidenció que la comunidad de mariposas de seis subfamilias de Nymphalidae se encuentran estratificadas en dos escalas: temporal y espacial. El muestreo se realizó a lo largo de un año abarcando las estaciones: húmeda y seca, y en dos diferentes estratos: dosel y sotobosque, y se utilizaron trampas con cebo atrayente de camarón en descomposición. A través de esta investigación y mediante un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) se determinó que la composición y estructura de las comunidades de mariposas de cada estrato (dosel y sotobosque), varían significativamente a través de las estaciones húmeda y seca.

Los resultados de los análisis de los Modelos Lineales Generales (GLMs) arrojaron diferencias significativas en la distribución de la abundancia de individuos entre estaciones ($F = 16,554$; $P < 0,001$) y entre estratos ($F = 28,912$; $P < 0,001$). Así por ejemplo, en la estación húmeda se colectaron 2084 individuos, en comparación a 787 individuos registrados en la estación seca. Por otro lado, en el dosel se colectaron 1860 individuos y 1011 individuos en el sotobosque. Algunas subfamilias de Nymphalidae prefieren habitar el dosel del bosque y estas preferencias son significativas en el caso de Biblidinae, Charaxinae y Limetiniidae. De la misma manera, se encontraron diferencias altamente significativas en cuanto a la riqueza de especies ($F = 15,931$; $P < 0,001$) con respecto a la estación, pero estas diferencias no fueron significativas en cuanto al estrato ($F = 0.896$; $P > 0.05$). Las subfamilias con mayor riqueza de especies fueron Biblidinae con 20 especies, Charaxinae con 23 especies y Satyrinae con 19 especies.

Palabras clave: abundancia, dosel, estación húmeda, estación seca, estratificación, Nymphalidae, riqueza, sotobosque.

ABSTRACT

This study was done in a patch of primary forest of the Chocó region of Ecuador in the Río Canandé Reserve. It showed that the butterfly communities of the six Nymphalidae subfamilies are found stratified on two scales: temporal and spacial. The sample was taken throughout one year, including the dry and wet seasons, and also in two different strata: the canopy and the understory. Traps with baits of decomposing shrimp were used. With this study along with the NMDS analyses, it was determined that the composition and structure of the butterfly communities of each stratus (canopy and understory) vary significantly throughout the dry and wet seasons.

The results of the GLM analyses had significant differences in the distribution of individual abundance between seasons ($F = 16,554$; $P < 0,001$) and between strata ($F = 28,912$; $P < 0,001$). For example, in the wet season, 2084 individuals were collected in comparison to the 787 individuals during the dry season. On the other hand, 1860 individuals were collected in the canopy and 1011 individuals in the understory. Some Nymphalidae subfamilies prefer to inhabit the forest canopy, and these preferences are significant in the case of Biblidinae, Charaxinae, and Limenitidinae. In the same way, highly significant differences were found in species richness in respect to season ($F = 15,931$; $P < 0,001$), but these differences were not as significant in respect to strata ($F = 0.896$; $P > 0.05$). The subfamilies with the most species richness were Biblidinae with 20 species, Charaxinae with 23 species and Satyrinae with 19 species.

Keywords: abundance, canopy, dry season, Nymphalidae, species richness, stratification, understory, wet season.

2. INTRODUCCIÓN

DeVries (1987, 1988), en sus investigaciones realizadas, dividió a la comunidad de mariposas en dos gremios alimentarios adultos: 1) Aquellas especies que obtienen la mayor parte de requisitos nutricionales del néctar de las flores (la mayoría de las especies de Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae y ciertos grupos de individuos dentro de Nymphalidae); 2) Especies que se alimentan de frutos en descomposición, fermentación de la savia, o descomposición animal, entre las cuales están varias subfamilias de Nymphalidae (sensu Ehrlich, 1958). En el Neotrópico, únicamente los miembros de las subfamilias de Nymphalidae: Charaxinae, Morphinae (Morphinae + Brassolinae según algunos autores, e.g. De Jong *et al.*, 1996), Brassolinae, Satyrinae y algunos miembros de Nymphalinae se alimentan exclusivamente de frutas en descomposición o de líquidos que no provienen de flores en su etapa de adultos. Este grupo de especies se denominan frugívoras si se alimentan de frutas (DeVries y Walla, 2001) o carroñeras si se alimentan de materia orgánica en descomposición (Checa *et al.* 2014). Debido a esta atracción por frutas o carroñas, aproximadamente 50% de especies de la familia Nymphalidae pueden ser colectadas utilizando trampas con cebos. Esta técnica de colección ha sido utilizada para realizar estudios ecológicos como dinámica de poblaciones y estratificación vertical en bosques neotropicales (DeVries, 1988; Pinhero y Ortíz, 1992; DeVries y Walla, 2001; Checa *et al.* 2009).

A través de varios estudios en bosques secos del Ecuador y Costa Rica, se ha determinado que las comunidades de mariposas del dosel y sotobosque son ensamblajes discretos de especies, en donde los miembros de Biblidinae, Charaxinae, y Nymphalinae estarían distribuidos principalmente en el dosel; mientras que los miembros de Satyrinae y

Morphinae están distribuidos principalmente en el sotobosque (DeVries, 1988; Checa, 2010; DeVries *et al.* 2012).

3.1 ESTRATIFICACIÓN VERTICAL EN LAS MARIPOSAS

La estructura vertical de los bosques húmedos tropicales puede ser descrita como un conjunto de capas de vegetación diferentes, pero integrales (e.g., Pomeroy & Service 1986; Whitmore, 1984). Estas capas modulan gradualmente ciertos factores bióticos tales como: composición florística, área de la hoja, densidad de la biomasa, diversidad de especies, entre otros (Terborgh, 1985; Parker, 1995). Algunos factores abióticos también varían a lo largo del gradiente vertical desde el suelo hasta el dosel como la velocidad del viento, insolación, entre otros (Kiltie, 1993; Parker, 1995; Smith *et al.*, 1992; Yoda, 1974). Esto a su vez da como resultado una alta diversidad de microhábitats con comunidades de organismos adaptados a condiciones especiales en los diferentes estratos del bosque (Schulze *et al.*, 2001).

Las mariposas son uno de los grupos mejor conocidos entre los insectos. Algunas características como el tamaño relativamente grande, su apariencia colorida, la facilidad en el muestreo y la amplia diversidad hacen que este grupo de insectos sea de central importancia en el entendimiento de los patrones y procesos en la diversificación biológica (DeVries *et al.* 1997). Varios estudios con mariposas han sido usados como modelos en estudios acerca de la diversidad tropical de insectos (Vane-Wright & Ackery, 1984; Brown, 1991; DeVries, 1987, 1997; Lamas, Robbins & Harvey, 1991; Malcolm & Zalucki, 1993; Robbins *et al.*, 1996). Por ejemplo, los estudios sobre la estratificación de la biota entre el dosel y el sotobosque aportan a comprender los procesos evolutivos que han permitido alcanzar la inmensa diversidad tropical. Esto ocurre porque una de las respuestas evolutivas

que han permitido la coexistencia de mayor número de especies de insectos en los trópicos, comparados a las zonas templadas, es el particionamiento del nicho en escala espacial (e.g, hábitat, micro hábitat, estratos) y temporal (e.g, a lo largo del día, estaciones) (Price *et al.* 2011).

3.2 FACTORES ABIÓTICOS

El clima es un factor importante en los patrones de estratificación de la comunidad de mariposas. La temperatura es una de las variables ambientales que afectan la estructura y la dinámica poblacional de las mariposas (Murphy *et al.* 1990, Spitzer *et al.* 1993; Barlow *et al.* 2007; Checa *et al.* 2009).

Los factores climáticos, como la temperatura y la precipitación, son importantes, porque estos determinan la riqueza y la estructura de las comunidades de mariposas (Brown y Freitas, 2000; Checa *et al.* 2014). En investigaciones dentro del Parque Nacional Yasuní, se encontró que existe una correlación muy estrecha entre el clima y la riqueza de mariposas, así mientras la temperatura incrementa, el número de especies lo hace también (Checa, 2006; Checa *et al.*, 2009). Esto se explica porque la temperatura tiene un rol central en la biología y en la historia natural de las mariposas debido a que estos insectos son ectotérmicos. El ciclo de vida, distribución y abundancia de las mariposas están directamente influenciados por la temperatura (Roy *et al.*, 2001).

Además de la temperatura, el micro hábitat (e.g., estratos o diferentes áreas en el gradiente horizontal) es otro factor que explica la variación de individuos dentro de una comunidad de mariposas. Algunos estudios realizados en bosques tropicales en Costa Rica y Borneo, reportan variación en las poblaciones de mariposas que habitan el valle y la cima de colina

de bosques de tierra firme (Kremen, 1994; Willmott *et al.*, 2000). Resultados similares fueron reportados para el Parque Nacional Yasuní, en donde la estructura poblacional de mariposas carroñeras varía en las zonas de tierra firme y bordes de bosque (Checa, 2006). Las diferencias en comunidades de mariposas encontradas en dos áreas topográficas concuerdan con los aspectos teóricos, dado que se ha establecido que estos lepidópteros requieren micro hábitats específicos que difieren en cuanto a clima, estructura de la vegetación y plantas hospederas (Erhardt y Thomas, 1991).

3.3 FACTORES BIÓTICOS

La influencia de la estructura de la vegetación, o cobertura del dosel del bosque en la estratificación, se puede explicar según su relación con la disponibilidad de luz en los estratos del bosque. Aunque la luminosidad no es considerada como un factor biótico, se relaciona con el porcentaje de cobertura del dosel del bosque y afecta la distribución de las comunidades de mariposas. En un modelo propuesto por DeVries *et al.* (1988), se determinó que la luz es más importante que la temperatura y la humedad para explicar patrones de estratificación. El estudio, en un bosque tropical en Costa Rica, encontró que existían tres zonas de distribución de las mariposas relacionadas con ciertos niveles de luminosidad y cambios drásticos en la intensidad de luz los cuales actúan como barrera entre hábitats. Estas zonas fueron descritas como: áreas abiertas alrededor del dosel, la combinación de áreas entre dosel y borde de bosque y áreas con mucha sombra dentro del bosque.

La estratificación en las mariposas también depende de cómo se encuentran distribuidas las especies de depredadores, como lagartijas y aves que habitan en el dosel y el sotobosque.

Las diferencias en la composición de las comunidades depredadores ejercen diferentes presiones selectivas en las mariposas (DeVries *et al.* 1988). Estudios relacionados a especies de las subfamilias Nymphalinae o Satyrinae, presentes en el dosel y el sotobosque, pueden probar los efectos de los depredadores sobre las mariposas crípticas con patrones de manchas oculares (Mallet *et al.*, 1995).

Varias presiones selectivas pueden ser ejercidas por los depredadores, por ejemplo, una alta tasa en la abundancia de aves insectívoras ha contribuido al cambio en el diseño del cuerpo de las mariposas de Nymphalidae. Estos individuos poseen desde cuerpos más esbeltos en estratos más bajos de vegetación a cuerpos más gruesos (i.e. especies que son más fuertes en las corrientes de viento) en el dosel (Schulze *et al.*, 2001). Por otro lado, los resultados de una investigación determinaron que los cambios en el microclima y un incremento en las aves insectívoras desde el suelo al dosel (entre los 20 y 30m.) serían responsables del cambio prominente en la composición de especies de Nymphalidae (Schulze *et al.*, 2001). Este estudio también demuestra que el dosel de los bosques húmedos tropicales está compuesto por una fauna distinta y única; y, que los patrones de riqueza y abundancia de especies difieren de aquellos en otros estratos.

Existen algunas especies de mariposas coloridas y ciertas polillas diurnas tienden a volar en diferentes niveles en el bosque de acuerdo a patrones miméticos (Papageorgies, 1975). La mayoría de las mariposas que vuelan en complejos miméticos son ithomiinos quienes están estratificados verticalmente con relación a la altura de su vuelo (Beccaloni, 1997; Medina *et al.*, 1996).

Es muy importante la interacción que existe entre las plantas hospederas y las mariposas; de hecho, esta interacción influencia la distribución espacial de estos insectos. La densidad de plantas hospederas y sitios de cortejo estarían influenciando la abundancia de especies de mariposas en áreas específicas (DeVries *et al.*, 1997; DeVries y Walla 2001). La estratificación podría relacionarse con el incremento de fuentes de néctar disponibles en estratos superiores del bosque cómo se ha registrado para algunas especies de lepidópteros nectarívoros y polillas (Sphingidae y Arctiinae) (Schulze *et al.*, 2001).

Por otro lado, se ha observado que la altura de vuelo de las mariposas adultas se relaciona positivamente con la altura de las plantas hospederas de Ithomiini (Beccaloni, 1997). Esto se debe a que las hembras de estas especies de mariposas invierten la mayoría de su tiempo volando a la altura de la planta hospedera, principalmente de la familia Solanaceae (*Solanum* en su mayoría), unas pocas Apocynaceae (*Thitorea* y *Aeria* únicamente) y Gesneriaceae (únicamente *Hyposcada*) pues de esta manera maximizan la probabilidad de encontrar plantas de la especie y etapa de crecimiento correctas.

3.4. JUSTIFICACIÓN DE LA DISERTACIÓN

La importancia de este trabajo de disertación radica en tres puntos. En primer lugar, permitirá analizar cómo las mariposas de un bosque húmedo se distribuyen en el gradiente vertical. Hasta el momento, este tipo de estudios en el Neotrópico se han realizado principalmente con comunidades de mariposas del bosque seco (e.g., DeVries 1988; Checa *et al.*, 2014) y bosque lluvioso tropical de la Amazonía (e.g., DeVries y Walla 2001; Checa *et al.*, 2009). El análisis de patrones de estratificación de mariposas en un bosque húmedo del Chocó permitirá comprender mejor el particionamiento de nicho, uno de los procesos que han permitido la coexistencia de cientos de especies en los trópicos, y por lo tanto han permitido alcanzar altas tasas de diversidad. El particionamiento de nicho a nivel espacial (i.e, entre hábitats, estratos) o temporal (estaciones) es una respuesta evolutiva para que especies con formas de explotación de nichos similares puedan coexistir (Price *et al.*, 2011).

En segundo lugar, la importancia de este estudio radica en la localidad en donde se realizó. La Reserva Río Canandé es un remanente del bosque nativo del Occidente ecuatoriano que forma parte del *hotspot* Tumbes-Chocó-Magdalena; uno de los lugares con mayor diversidad y endemismo en flora y fauna. La Reserva Río Canandé encierra un área protegida que está compuesta por áreas de bosque primario y bosque en proceso de regeneración, siendo un refugio para la vida silvestre de la zona (Checa, 2008; ALTROPICO, 2010; Levy, 2013). Finalmente, este estudio se enfocará en especímenes albergados en el Museo QCAZ de Invertebrados de la PUCE que fueron recolectados en la Reserva Río Canandé en el 2006 (en experimentos estandarizados durante un estudio de Checa (en preparación). Por lo tanto, este tipo de estudios enfatiza la importancia de colecciones científicas para generar información ecológica relevante para la diversidad del Ecuador.

3.5. OBJETIVOS

❖ General:

Determinar los patrones de estratificación de la comunidad de mariposas de la familia Nymphalidae atraídas a cebos y que están presentes en un bosque maduro de la Reserva Río Canandé.

❖ Específicos:

1. Establecer la distribución entre estratos de diferentes grupos taxonómicos (subfamilias de Nymphalidae) y su variación temporal entre estación húmeda y seca, mediante Modelos Lineales Generales (GLMs por sus siglas en inglés).
2. Determinar la composición y estructura de la comunidad de mariposas (Rophalocera: Nymphalidae) en el dosel y sotobosque de bosques maduros en la Reserva Río Canandé, mediante un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

La reserva Río Canandé (RRC, 00°28'60''N; 79°12'04''W) se encuentra ubicada en la esquina suroriental de la provincia de Esmeraldas (Checa, 2008). La reserva está situada en una pequeña cadena montañosa dentro de un rango de 65 a 600 msnm (Cañadas-Cruz, 1983). Esta área protegida privada comprende áreas de bosque maduro y áreas de bosque en proceso de regeneración (Levy, 2013). El bosque maduro de la RRC está conformado por una vegetación siempre verde de tierras bajas de la costa (Sierra, 1999). La RRC posee un remanente del bosque del Chocó, el mismo que forma parte del *hotspot* Chocó Darién-Occidente del Ecuador (Checa, 2008). Esta región se caracteriza por que posee una alta proporción de endemismo tanto en flora y fauna, además cuenta con gran diversidad de especies. La reserva Río Canandé alberga especies amenazadas de mamíferos como el mono aullador de la costa (*Alouata palliata*), tapir de la costa (*Tapirus bardii*) y el mono araña de cabeza café (*Ateles fuscipes*) (Tirira, 2001).

4.2 RECOLECCIÓN DE DATOS

La metodología consistió en recolección de mariposas utilizando trampas con cebo de carroña (camarón en putrefacción). El muestreo se realizó en la estación central de la Reserva Río Canandé, a dos horas de caminata montaña arriba. Se establecieron 7 áreas de muestreo o parcelas de aproximadamente 1 hectárea. Dentro de cada parcela, se colocaron 3 estaciones de muestreo separadas entre ellas 20-25 m; en cada una, se colocaron 2 trampas y cada una a diferentes alturas: sotobosque (capa inferior a 1.5 m del suelo) y

dosel (capa superior, a 18-24 m del suelo). En total, 42 trampas fueron utilizadas, de esta manera: 21 trampas en el sotobosque y 21 trampas en el dosel.

El monitoreo se lo realizó en períodos mensuales. Las trampas fueron revisadas diariamente los últimos 8 días de cada mes desde enero del 2006 hasta mayo del 2007 cubriendo las estaciones seca y lluviosa. La estación lluviosa comienza en enero y se extiende hasta junio y la estación seca, abarca los meses desde julio a diciembre. Los especímenes capturados en las trampas fueron recolectados y guardados en sobres de glacina, manteniéndolos en refrigeración para su posterior almacenamiento en el museo QCAZ. Fue vital la construcción de una base de datos donde se registraron los siguientes datos de cada espécimen: código, marca, subfamilia, género, especie y subespecie, fecha y modo de colecta, mes, estrato, estación, hábitat y posición.

4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Con el objetivo de analizar las diferencias en la distribución de la abundancia total de individuos y la riqueza de especies, se utilizaron Modelos Lineales Generales (GLM por sus siglas en inglés), de igual manera para analizar las interacciones entre estratos (dosel y sotobosque) y estaciones (seca y húmeda). Con el objetivo de analizar la relación temporal (estaciones) y espacial (estratos) entre la abundancia (N) de individuos y la riqueza (S) de especies; además de la interacción entre estos dos factores (Estación*Estrato), se realizó un GLM individual por cada subfamilia. Los análisis se corrieron utilizando el programa IBM SPSS Statistics 22. Para éstos análisis estadísticos, todos los datos fueron transformados a su logaritmo natural utilizando la formula $\text{LN}(N+1)$. Donde LN = logaritmo natural, y

VAR = variable dependiente abundancia (N) o riqueza (S). Los datos fueron transformados con la finalidad de cumplir con el principio de homogeneidad.

Para analizar la composición y estructura de la comunidad de mariposas de la familia Nymphalidae, se utilizó un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés), eligiendo como medida al índice de similitud Bray-Curtis. Para este análisis, se utilizó la abundancia de todas las especies recolectadas a lo largo de un año de muestreo. También, se realizó un ANOSIM para determinar la significancia entre las distancias de los grupos, y un SIMPER para identificar cuáles especies son las que contribuyen en mayor medida a la separación de estos sistemas, a través de una escala temporal y espacial. Se utilizó el programa estadístico *PAST 2.17*. Las agrupaciones de las comunidades de especies de Nymphalidae se determinaron según las significancias obtenidas en el análisis de ANOSIM, donde todas las interacciones arrojaron diferencias significativas. Las comunidades se denominaron utilizando la siguiente nomenclatura: H/d = Húmeda/dosel, H/sb = Húmeda/sotobosque, S/d = Seca/dosel y S/sb = Seca/sotobosque.

5. RESULTADOS

5.1 ABUNDANCIA DE INDIVIDUOS Y RIQUEZA DE ESPECIES

Se recolectaron 2871 individuos de la familia Nymphalidae, clasificados en 8 subfamilias: Biblidinae, Charaxinae, Cysterinae, Danainae, Heliconiinae, Limenitidinae, Nymphalinae y Satyrinae y 102 especies de mariposas (Figuras 3 y 4). En el Anexo 1, consta una lista completa de las especies muestreadas, la subfamilia a la que pertenecen, los datos de abundancia de individuos para cada estación del año (húmeda y seca), y del estrato (dosel y sotobosque) en el que se recolectaron.

Las subfamilias más representativas de la muestra total de especies de mariposas fueron Biblidinae representada con 1246 individuos y 20 especies, seguida por Charaxinae con 785 individuos y 23 especies. En contraste, Cysterinae y Danainae, fueron las dos subfamilias con menor número de individuos y especies registradas (Tabla 1).

La mayor cantidad de mariposas se recolectaron en la estación húmeda, en donde se registraron 94 especies y 2084 individuos, conformando el 36% de la comunidad de Nymphalidae (Figura 3 y 4; Tabla 2). En cuanto al estrato, la abundancia de individuos en el dosel del bosque fue mayor (Figura 3); sin embargo, el sotobosque es el estrato más rico en especies (Figura 4; Tabla 2). Esta discrepancia en cuanto a riqueza de especies y abundancia, también se observa en las subfamilias. Por ejemplo, Limenitidinae es una de las subfamilias menos colectadas en cuanto a individuos, pero no en cuanto a especies (Figura 5).

Se encontró un pico en la abundancia de individuos dentro de la estación húmeda y el dosel del bosque (Figura 6); donde, 1403 individuos de Nymphalidae fueron colectados. Mientras

que en la estación seca y en el sotobosque, se colectaron tan solo 330 individuos a lo largo de todo el muestreo (Figura 7; Tabla 3). Durante la estación húmeda y en el dosel se observó que la subfamilia Biblidinae es la más abundante (Figura 6). Por otro lado, las subfamilias Charaxinae, Heliconiinae, Limenitidinae y Satyrinae se encontraron en mayor medida en el dosel del bosque en la estación húmeda (Figura 6). En contraste con los individuos de Satyrinae y Nymphalinae, quienes son más abundantes en el sotobosque con respecto a esta misma estación (Figura 7; Tabla 3). Las subfamilias con mayor número de especies durante la época húmeda fueron Biblidinae, con 18 especies en el dosel, Charaxinae, con 19 especies en el dosel, y Limenitidinae con 12 especies en el dosel. En total se registraron 74 especies en el dosel durante la estación húmeda (Tabla 4).

Durante la estación seca del año las subfamilias, Charaxinae y Biblidinae se encontraron distribuidas en el dosel en mayor número, 265 y 105 individuos respectivamente. Mientras que 114 individuos de la subfamilia Satyrinae se encontraron en mayor cantidad en el sotobosque. (Figura 6; Tabla 3). Las subfamilias con mayor número de individuos durante la estación seca fueron Biblidinae y Charaxinae con 16 especies en el dosel para cada una, y Satyrinae con 17 especies en el sotobosque. En total se registraron 59 especies en el sotobosque durante la estación seca (Tabla 4).

5.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS: MODELOS LINEALES GENERALES

En cuanto a los análisis de la comunidad total, los resultados estadísticos del modelo lineal general (GLM) confirmaron diferencias altamente significativas en la abundancia de individuos entre la estaciones ($F = 16,554$; $P < 0,001$) y la distribución entre estratos ($F = 28,912$; $P < 0,001$) (Tabla 5). Así por ejemplo, en la estación húmeda se colectaron 2084

individuos, en comparación a 787 individuos registrados en la estación seca. Por otro lado, en el dosel se colectaron 1860 individuos y 1011 individuos en el sotobosque (Tabla 2; Figura 3).

De la misma manera, se encontraron diferencias altamente significativas en cuanto a la riqueza de especies ($F = 15,931$; $P < 0,001$) con respecto a la estación, pero estas diferencias no fueron significativas en cuanto al estrato ($F = 0.896$; $P > 0.05$) (Tabla 6). De hecho, en la estación húmeda se recolectaron 94 de las 102 especies de las subfamilias de Nymphalidae. (Tabla 2; Figuras 4 y 5).

5.3 MODELOS LINEALES GENERALES A NIVEL DE CADA SUBFAMILIA DE NYMPHALIDAE

5.3.1 Biblidinae.- Los GLMs desplegaron diferencias altamente significativas en la abundancia de individuos entre estaciones ($F = 67,049$; $P < 0,001$) (Tabla 5). Lo mismo se observó para la riqueza de especies ($F = 17,881$; $P < 0,001$) (Tabla 6). También se observaron diferencias significativas en la abundancia de individuos y la riqueza entre estratos ($F = 16,991$; $P < 0,001$ y $F = 9,287$; $P < 0,05$, respectivamente) (Tablas 5 y 6). En la figura 6 y 7, se observa cómo esta subfamilia mostró una preferencia por habitar el dosel, y sus individuos fueron más abundantes durante la estación húmeda (Tabla 3). Se recolectaron 1085 individuos en la estación húmeda, 161 en la estación seca; 841 individuos en el dosel y 405 individuos en el sotobosque (Tabla 7). Mayor número de individuos (736) y especies (18) se recolectaron en la época húmeda y en el dosel, sin embargo; en la interacción estación-estrato, los resultados del GLM muestran que estas diferencias no son significativas (Tabla 4 y 5).

5.3.2 Charaxinae.- La subfamilia Charaxinae muestra una preferencia al habitar el dosel, ya que se colectaron 552 mariposas en el dosel y 233 mariposas en el sotobosque (Tabla 7). Los análisis estadísticos revelaron que estas diferencias son significativas ($F = 19,807$; $P < 0,05$) (Tabla 5). En cuanto a riqueza de especies, se encontraron resultados similares: los análisis estadísticos del GLM confirmaron diferencias significativas entre estratos ($F = 4,094$; $P = 0,05$) (Tabla 6). A pesar de que se colectaron más individuos en la estación húmeda (411) que en la estación seca (374), no se encontraron diferencias significativas en la distribución de individuos entre estación seca y lluviosa ($F = 0,18$; $P > 0,05$) y especies de Charaxinae ($F = 0,03$; $P > 0,05$). Por otro lado, se recolectaron 265 individuos de Charaxinae en el dosel y la época húmeda (Figuras 6 y 8); y mayor número de especies (19) en la época húmeda y en el dosel (Tabla 4), sin embargo, en los análisis estadísticos la interacción estrato-estación resultó no significativa (Tabla 6 y 7).

5.3.3 Heliconiinae.- Se recolectaron 108 individuos de Heliconiinae en la estación húmeda; mientras que en la estación seca se recolectaron apenas 43 individuos (Figuras 6 y 7, Tabla 7). Los resultados del GLM demostraron que estas diferencias son significativas ($F = 4,615$; $P < 0,05$) (Tabla 5). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en número de especies registradas entre estaciones ($F = 4,615$; $P > 0,05$). Tampoco se encontraron diferencias significativas en número de individuos y especies colectadas entre estratos, o en cuanto a la interacción de los factores estación-estrato (Tablas 5 y 6). Mayor número de individuos (47) y especies (18) se recolectaron en el sotobosque durante la estación húmeda (Tablas 3 y 4).

5.3.4 Nymphalinae.- Los resultados de los análisis del modelo linear general de la subfamilia Nymphalinae arrojaron diferencias altamente significativas en la distribución a través de la estación para abundancia de individuos ($F = 10,198$; $P < 0,01$) (Tabla 5) y riqueza de especies ($F = 17,972$; $P < 0,001$) (Tabla 6). En cuanto a la distribución por estrato las diferencias fueron significativas para la abundancia de individuos ($F = 4,5$; $P < 0,05$) (Tabla 5). Durante la estación húmeda, se recolectaron la mayor cantidad de individuos (60) (Figura 6 y Tabla 3) y fue mayor el número de mariposas colectadas en el sotobosque que en el dosel (Figura 9 y Tabla 7). En contraste en la estación seca se recolectaron mayor número de individuos (18) e igual número de especies en el sotobosque (Tablas 3 y 4; Figura 7).

A pesar de que estos datos, los resultados del GLM muestran que la interacción entre estación y estrato no es significativa (Tablas 5 y 6).

5.3.5 Limenitidinae.- Los resultados del GLM para la subfamilia Limenitidinae demostraron diferencias altamente significativas con respecto a la variación en la abundancia estacional de individuos ($F = 129,135$; $P < 0,001$) (Tabla 5), así también en la riqueza de especies ($F = 54,468$; $P < 0,001$) (Tabla 6). Durante la época húmeda, se recolectaron más individuos en el dosel del bosque, siendo la tercera subfamilia con un pico de individuos durante los meses de mayor precipitación. (Tabla 3; Figura 6). Por otro lado, se encontraron diferencias altamente significativas en cuanto a la distribución espacial, entre estratos para la abundancia de individuos ($F = 81,093$; $P < 0,001$) (Tabla 5) y la riqueza de especies ($F = 40,568$; $P < 0,001$) (Tabla 6). Se recolectó mayor número de individuos en el dosel (230) que en el sotobosque (41) (Tablas 3 y; Figura 8). Se colectaron más individuos en el dosel durante la estación húmeda (207) (Tabla 3) y mayor número de especies (12) en el dosel y durante la

estación húmeda (Tabla 4). Sin embargo, el GLM mostró que la interacción entre estos dos factores, no influyen significativamente la abundancia y riqueza de especies (Tablas 5 y 6).

5.3.6 Satyrinae.- Los resultados del GLM presentaron diferencias altamente significativas en la distribución por estratos tanto para la abundancia de individuos ($F = 25,012$; $P < 0,001$) (Tabla 5) como para la riqueza de especies ($F = 83,684$; $P < 0,001$) (Tabla 6). El número de individuos recolectados en el sotobosque es dos veces el número de los individuos recolectados en el dosel (Figura 9 y Tabla 7). Además, se recolectaron aproximadamente el mismo número de mariposas en la época húmeda (145) y en la época seca (153); y los resultados del GLM mostraron que no existen diferencias significativas en el número de individuos colectados entre estaciones ($F = 0,84$; $P > 0,05$). Por otro lado, estas mariposas mostraron cierta preferencia por habitar el sotobosque en la época seca (Fig. 7 y 9). De hecho, los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas en la interacción entre los factores estación y estrato para la abundancia ($F = 7,379$; $P < 0,05$) (Tabla 5), más no para la riqueza de especies ($F = 2,912$; $P > 0,05$) (Tabla 6).

5.4. Composición y Estructura de las comunidades de Nymphalidae

En este muestreo se comprobó que existe una variación en la abundancia (N) de mariposas de las comunidades de Nymphalidae a lo largo del año durante las estaciones húmeda y seca. Se registró un pico en la abundancia en los meses de abril y mayo, donde la precipitación fue mayor (Figura 10).

Los resultados de los análisis del NMDS (Figura 11) ($\text{stress} = 0,1523$) evidenciaron que existen diferencias en la composición de 4 comunidades de especies de mariposas, pertenecientes a 6 subfamilias de Nymphalidae, y que éstas difieren según el estrato y la

estación que ocupan. El ANOSIM (Tabla 8) arrojó diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los 4 sistemas o grupos de mariposas en términos de estación-estrato y el SIMPER (Tabla 9) demostró que las especies que contribuyen mayormente a este patrón de estratificación fueron: *Diaethria marchalii*, *Adelpha phylaca pseudaeethalia*, *Fountainea ryphea ecuadoriais*, *Memphis cleomestra cleomestra*, *Memphis moruus*.

6. DISCUSIÓN

El presente estudio examinó cómo se encuentran distribuidas las especies de seis subfamilias de Nymphalidae que conforman una comunidad de mariposas, y que fueron atraídas a cebos de carroña en un bosque húmedo del Chocó Ecuatoriano. Este es el primer estudio que analiza los patrones de estratificación de mariposas en este tipo de ecosistema, que actualmente es uno de los más amenazados en términos de extinción biológica (Checa 2008). Esta investigación corrobora un patrón de estratificación a lo largo de una escala vertical (dos estratos: dosel y sotobosque) en 7 parcelas de bosque primario de la Reserva Río Canandé; y a una escala espacial (dos estaciones: húmeda y seca) a lo largo de un año de muestreo (Tablas 1-2). Esta distribución diferencial de especies de Nymphalidae entre estratos y estaciones indicaría que estas especies se dividen el nicho temporal y espacial a fina escala, lo que a su vez explicaría la coexistencia de decenas de especies con requerimientos similares (especies que se alimentan de carroña) en este ecosistema.

Adicionalmente, se determinó que la composición y estructura de la comunidad de mariposas de Nymphalidae de diferentes estratos varían significativamente en el tiempo según los resultados del NMDS (Figura 11). Se evidenció que *Diaethria marchalii*, *Adelpha phylaca pseudaeethalia*, *Fountainea ryphea ecuadorialis*, *Memphis cleomestra cleomestra* y *Memphis morus* son las especies que más contribuyeron para la separación de comunidades (Tabla 9).

Factores abióticos como la variación en la temperatura, humedad, intensidad de luz y la perturbación física del hábitat podrían explicar estas variaciones de la comunidad de Nymphalidae entre estratos y estaciones (Schulze *et al.* 2001; Willmott y Hall, 2001; Checa, 2006). Por otro lado, estas diferencias podrían estar relacionadas con la cantidad de precipitación durante la estación húmeda y esto a su vez interrelacionado a la estratificación de

sus plantas hospederas (Benson 1978, Hill *et al.* 2001; Schulze *et al.* 2001 Fleishman *et al.* 2005).

Otra posibilidad es que las mariposas adultas se agrupan en diferentes comunidades para explotar los recursos alimenticios de manera equitativa y aprovechar la presencia de plantas hospederas para ovipositar, y para que sus estadios larvales puedan desarrollarse y llegar a formar la pupa (Scoble, 1995). Además, algunas especies han desarrollado adaptaciones específicas para habitar ciertos estratos o estaciones, a lo largo de los procesos de especiación, como los patrones de coloración aposemáticos y crípticos en las alas, la morfología de sus cuerpos y alas como mecanismos de defensa y evasión contra sus depredadores (Papageorgis 1975; DeVries 1988; Medina *et al.* 1996, Beccaloni 1997, Estrada & Jiggins 2002). Como consecuencia, ciertas subfamilias son más abundantes en los microhábitats donde sus caracteres específicos les permiten huir de sus depredadores. Por ejemplo, Satyrinae, con colores oscuros que le permiten camuflarse, habita en mayor proporción el sotobosque; mientras que Charaxinae, cuyas especies se defienden principalmente a través de vuelos erráticos, habitan principalmente el dosel donde el camuflaje es más difícil por la intensidad de la luz (Checa *et al.*, 2014).

6.1 DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA DE INDIVIDUOS Y RIQUEZA DE ESPECIES

A lo largo de más de una década de investigaciones, se ha reportado que existe estratificación vertical en las comunidades de mariposas de las subfamilias de Nymphalidae en los bosques del Neotrópico (DeVries, 1988; DeVries *et al.*, 1997, 1999a; Willott *et al.*, 1998; Shahabuddin & Terborgh, 2000; DeVries & Walla, 2001, Hill *et al.*, 2001; Schulze *et al.*, 2001; Drumbell & Hill, 2005; Checa, 2006; *et al.*, 2008, 2009; DeVries *et al.*, 2012). Los resultados de este

estudio realizado en un bosque húmedo del Chocó concuerdan con aquellos de dichas investigaciones, pues se encontró que la abundancia de individuos de estas subfamilias varía entre los estratos del bosque, pero también entre estaciones. La estación húmeda (Figura 3, Tabla 2) fue la más abundante en individuos, en donde se recolectaron 2084 mariposas de la comunidad total de Nymphalidae de los bosques primarios de la RRC. Mientras que la riqueza de especies (S) es mayor en el dosel durante la estación húmeda, donde se recolectaron 74 especies de Nymphalidae (Tabla 2 y 4). Las subfamilias que registraron mayor número de especies en el dosel durante la estación húmeda fueron Biblidinae, Charaxinae y Limenitidinae. Por otro lado, la estación seca registró un mayor número de especies de Satyrinae en el sotobosque (Tabla 1 y 4).

Factores bióticos como la depredación, la distribución vertical y fenología de las plantas hospederas, la disponibilidad de fuentes de alimento para las mariposas adultas juegan un rol importante en mantener la estratificación de las comunidades de Nymphalidae y podrían explicar los patrones encontrados en esta tesis (Murphy *et al.*, 1990; Spitzer *et al.*, 1993; Barlow *et al.*, 2007; Checa 2006, *et al.*, 2009). Específicamente, se ha determinado que cambios en el microclima y un incremento en las aves insectívoras desde el suelo al dosel (entre los 20 y 30m.) serían responsables del cambio prominente en la composición de especies de Nymphalidae (Schulze *et al.*, 2001).

Por otro lado, hubo un pico en la abundancia de individuos en los meses de abril y mayo (Figura 10). Estos resultados concuerdan con investigaciones previas, a largo plazo y en bosques tropicales de la Amazonía del Ecuador, donde la riqueza y la abundancia disminuyen en los meses más secos mientras que aumentan con los meses de mayor precipitación (Checa *et al.*, 2009). La temperatura y la humedad en relación con la cobertura del dosel estarían

relacionadas con estos patrones, ya que tienen un efecto sinérgico en la variación de la riqueza de especies y la abundancia de individuos entre estaciones (Checa *et al.*, 2014). También se reportaron dos picos en la abundancia de Nymphalidae, en bosques de RRC, en el año 2013. Estos picos ocurrieron en Noviembre, mes en el que se termina la estación seca, y marzo, mes en que la precipitación es mayor (Levy, 2013).

En esta tesis, se encontró que existen diferencias altamente significativas en la variación de la distribución por estación y por estratos de los individuos (N) y especies (S) de la comunidad total de la familia Nymphalidae (Tablas 5 y 6). Además, se encontró que en la estación húmeda y el dosel poseen una mayor riqueza de especies (Tabla 4, Figura 3) a pesar de que el número de especies en el sotobosque es muy cercano al del dosel. Sin la interacción de estos dos factores (estación y estrato) se evidenció que el estrato más rico es el sotobosque (86 especies) (Tabla 2, Figura 3) a pesar de que el dosel alberga un número de especies (81) muy cercano al de este estrato.

Probablemente ciertas especies de Biblidinae, la subfamilia más abundante, estén aportando a que este patrón se produzca (Tablas 1, 3 y 7). Sin embargo, en otras investigaciones en bosques húmedos tropicales de la Amazonía y Chocó ecuatoriano se reportaron que la riqueza de especies es mayor en el sotobosque (Checa, 2006, *et al.*, 2009; Velasco, 2008). En este estudio se registró que se desconoce la razón por la cual estas diferencias no son significativas; y se podría atribuir a la metodología utilizada.

6.2 ANÁLISIS A NIVEL DE SUBFAMILIA

Algunas subfamilias de Nymphalidae prefieren habitar el dosel del bosque y estas preferencias son significativas en el caso de Biblidinae, Charaxinae y Limetiniinae. Más aún, estas

subfamilias habitan en mayor proporción el dosel durante la estación húmeda: Biblidinae es la más abundante y rica en especies seguida por Charaxinae y Limenitidinae (Figuras 3-5). La abundancia y la riqueza incrementan en el dosel dentro de la estación húmeda en contraste con el sotobosque, y se puede adjudicar a tres posibles razones: procesos migratorios, incremento en la actividad dentro del dosel debido a un aumento en la intensidad de luz y la disponibilidad de recursos naturales como fuentes de alimento (DeVries, 1987, 2001; Oliveira *et al.*, 1998). Los individuos de Biblidinae, Charaxinae y Nymphalinae se caracterizan por tener mayor actividad de vuelo en mayores intensidades de luz y a temperaturas más altas (Srygley y Chai, 1990; Burd, 1994) lo que les permite a estas especies no tóxicas y comestibles escapar de sus depredadores (DeVries, 1987; Checa, 2006). De esta manera se explicaría porque estas especies son mayormente abundantes en estratos superiores de los bosques tropicales y con mayor entrada de luz (Hamer *et al.*, 2005; DeVries *et al.*, 2012). Estudios previos en el Ecuador manifestaron que las subfamilias Charaxinae y Nymphalinae ocurren con más probabilidad en el dosel del bosque, mientras que los miembros de las subfamilias Satyrinae y Brassolinae (Morphinae) se distribuyen en el sotobosque (DeVries y Walla, 2001).

De hecho, en esta tesis se encontró que la subfamilia Satyrinae prefirió habitar el sotobosque (Figuras 7 y 9); más aún, la abundancia de individuos fue significativamente diferente en el sotobosque durante los meses de la estación seca. Los resultados estadísticos comprobaron que existen diferencias en la distribución de las especies de esta subfamilia a nivel de la estación (Tabla 5) y también con respecto al estrato en el que habitan los individuos de ésta subfamilia (Tabla 3). Como consecuencia, se demostró que la interacción de la estación y el estrato afectan a la distribución de la abundancia de individuos de Satyrinae (Tabla 5). En esta subfamilia, es interesante destacar que la abundancia de sus individuos no superó a aquellas

subfamilias como Biblidinae y Charaxinae; sin embargo, la riqueza de especies de Satyrinae es muy similar a la de las subfamilias anteriormente descritas (Figura 9). Esto podría estar relacionado a que las especies de Satyrinae habitan con frecuencia los estratos inferiores del bosque, en donde, la temperatura y la luminosidad son menores y estarían interrelacionadas con el tipo de vuelo lento y pausado que estas especies presentan (Checa, 2006; 2010; DeVries y Walla, 2001; Hamer *et al.*, 2005). La subfamilia Satyrinae mostró una preferencia significativa para habitar la estación seca porque estas especies están volando desde el suelo hasta el sotobosque (obs. pers.) De hecho, sus plantas hospederas son especies de hábitos arbustivos.

7. CONCLUSIONES

- Este estudio determinó que las mariposas de la comunidad de Nymphalidae se distribuyen diferencialmente en una escala espacial (estratos) y temporal (estaciones) en bosques primarios de la Reserva Río Canandé.
- Las subfamilias con mayor riqueza de especies fueron Biblidinae con 20 especies, Charaxinae con 23 especies y Satyrinae con 19 especies. Mientras que, las subfamilias con mayor abundancia de individuos fueron Biblidinae y Charaxinae con 1246 y 785 individuos, respectivamente.
- La estructura y composición de comunidades de Nymphalidae fueron diferentes de acuerdo al estrato del bosque y la estación en la que habitan. Existen más especies en el dosel y durante la estación húmeda.
- Los individuos de las subfamilias Biblidinae, Charaxinae y Limenitidinae se encontraron en mayor cantidad habitando el dosel durante la estación húmeda a lo largo del año.
- La subfamilia Satyrinae, en términos de riqueza de especies y abundancia, prefirió habitar el sotobosque durante la estación seca a lo largo del año.

8. RECOMENDACIONES

Es importante tener en cuenta que la comunidad de mariposas de Nymphalidae no solo presentó patrones de estratificación vertical con respecto a su distribución temporal y espacial, sino también de acuerdo a los gremios alimenticios (Checa, 2006; Checa *et al.*, 2014; Rodríguez, 2013). En estudios anteriores, se analizó la eficiencia de atracción a dos tipos de cebos, fruta fermentada y carroña, y se comprobó que dependiendo de las necesidades metabólicas de las mariposas y de acuerdo a su sexo, subfamilia, y tipo de hábitat, éstas presentan diferencias en la estructura de las comunidades (Rodríguez, 2013). Es importante tomar en cuenta estos datos en estudios futuros e implementar el uso de los dos tipos de cebos en las trampas para integrar a un mayor número de especies de Nymphalidae, y responder más incógnitas sobre su ecología. Además, es importante tomar en cuenta que los patrones fenológicos de las especies de plantas hospederas y el clima son variables determinantes para la fluctuación poblacional de las diferentes familias, subfamilias y géneros de mariposas que habitan los bosques tropicales (Murphy *et al.*, 1990, Spitzer *et al.*, 1993; Barlow *et al.*, 2007; Levy, 2013). Para tener una mejor comprensión de cómo se ensamblan las comunidades de mariposas en los bosques tropicales del Ecuador, es importante tener datos de precipitación y temperatura a lo largo del muestreo. Esto se evidenció en un estudio realizado en el bosque húmedo tropical del Parque Nacional Yasuní, donde la variación en la abundancia de individuos estuvo sujeta al incremento en un grado de temperatura (Checa, *et al.* 2009). La temperatura fue la variable que afectó la dinámica de las poblaciones de mariposas en el PNY (Checa *et al.*, 2009). Se recomienda implementar un muestreo con red para incluir todas las especies de las subfamilias Satyrinae y

Brassolinae, quienes se encuentran habitando el sotobosque, patrullando, buscando plantas hospederas que son específicas para sus larvas, y que son atraídas a los cebos de carroña pero en baja proporción. También, se deberían realizar estudios a largo plazo para tener datos concretos y comparables sobre la estructura de las comunidades de mariposas diurnas de los bosques noroccidentales del Ecuador. Finalmente, se recomienda enfatizar en estudios que integren el componente molecular; una vez integrada el estudio a nivel molecular más todo lo que se conoce sobre la ecología, evolución y biología a través de años y exhaustivas horas de muestreo de mariposas diurnas en los ecosistemas tropicales, tendremos una apreciación mayor de la composición de estas comunidades para trabajar con un propósito de conservación de las especies desconocidas de mariposas que habitan los diversos ecosistemas tropicales de la Tierra.

9. LITERATURA CITADA

- Beccaloni G. H. 1997. Vertical stratification of ithomiinae butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae) mimicry complexes: the relationship between adult flight height and larval host-plant height. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 313-341.
- Boggs C., Murphy D., 1997. Community composition in mountain ecosystems: climatic determinants of montane butterfly distributions. *Global Ecology and Biogeography Letters*, Vol. 6, No. 1, Mountain Ecology: Organism responses to environmental change. P. 39-48.
- Burd M. 1994. Butterfly wing colour patterns and flying heights in the seasonality wet forest of Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10: 601-610.
- Brown K.S.Jr., Freitas A. 2000. Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32:934-956.
- Cañadas-Cruz, L. 1983. El mapa bioclimático y ecológico del Ecuador. Ministerio de Agricultura y Ganadería. Programa Nacional de Regionalización Agraria. Banco Central del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Chai P., Srygley R. B. 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *American Naturalist* 135: 748-765.
- Checa M. F. 2006. Patrones de diversidad, fluctuación poblacional y correlaciones climáticas de comunidades de mariposas carroñeras (Lepidoptera: Nymphalidae) en la Estación Científica Yasuní, Amazonía ecuatoriana. Tesis de pregrado, Pontificia Universidad Católica, Quito, Ecuador.
- Checa M. F. 2008. *Mariposas de Canandé: sus amenazas, potencial y futuro*. Editorial Trama, Quito, Ecuador. 72 p.

- Checa M.F., Barragán A., Rodríguez J., Christman M. 2009. Temporal abundance patterns of butterfly communities (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Ecuadorian Amazonia and their relationship with climate. *Ann. Soc. Entomolo. Fr.* (n.s), 45 (4): 470-486
- Checa M. F. 2010. The relationship between climate, habitat and butterfly community structure in an Ecuadorian dry forest. Abstract of Thesis presented to the Graduate School of the University of Florida in partial fulfillment of the requirements for the Degree of Master of Science.
- Checa, M. F., Rodríguez, J., Willmott, K., Liger, B. 2014. Microclimate variability significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened dry forest. *Florida Entomologist* 97: 1-13.
- DeVries, P.J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera* 26(1-4): 98-108
- DeVries, P. J., Murray D., Lande R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnaean Society* 62: 343-364.
- DeVries P. J., Walla T., Greeney H. F. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnaean Society* 68: 333-353.
- DeVries P. J., Walla T. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnaean Society* 74: 1-15.
- DeVries P.J., Penz C., Hill R., 2010. Vertical distribution, flight behavior and evolution of wing morphology in Morpho butterflies. *Journal of Animal Ecology*. 79: 1077-1085.

- DeVries, P. J., Alexander, L. G., Chacon, I. A. and Fordyce, J. A. (2012), Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*, 81: 472–482. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01922.x
- Levy Ortiz, E. M. 2013. Patrones fenológicos de comunidades de mariposas (Lepidoptera: Rophalocera) en un bosque húmedo tropical, Reserva Río Canandé, Esmeraldas (Chocó ecuatoriano). Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Católica, Quito, Ecuador.
- Fermon H., Waltert M., Vane-Wright R. I., Mühlenberg M. 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for conservation. *Biodiversity and Conservation* 14: 333-350.
- Erhardt A., Thomas J. A. 1991. Lepidoptera as indicators of change in semi-natural grasslands of lowland and upland Europe, p. 213-237 in: Collins N. M., Thomas J. A. (eds.), *The Conservation of Insects and their Habitats*, Academic Press, London, UK.
- Estrada C., Jiggins C. D. 2002. Patterns of pollen feeding and habitat preference among *Heliconius* species. *Ecological Entomology* 27: 448- 456.
- Fermon H., Waltert M., Mühlenberg M. 2003. Movement and vertical stratification of fruit feeding butterflies in a managed West African rainforest. *Journal of Insect Conservation* 7: 7-19.
- Fermon H., Waltert M., Vane-Wright R. I., Mühlenberg M. 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for conservation. *Biodiversity and Conservation* 14: 333-350.

- Fleishman E., MacNally R., Murphy D. 2005. Relationships among non-native plants, diversity of plants and butterflies, and adequacy of spatial sampling. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 157-166.
- Fundación de Conservación Jocotoco. [en línea]:Reserva Río Canandé. Provincia de Esmeraldas. Ecuador. <<http://www.fjocotoco.org/reservesDetail.php?overview-Canande-4>> [Consulta: 3 de mayo del 2013].
- Hall J. W., Willmott K. 2000. Patterns of feeding behaviour in adult male riodinid butterflies and their relationship to morphology and ecology. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 1-23.
- Hill R. I. 2010. Habitat segregation among mimetic ithomiinae butterflies (Nymphalidae). *Evolutionary Ecology* 24: 273-285.
- Hill J. K., Hamer K. C., Tangah J., Dawood M. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia* 128: 294-302.
- Mallet J., Gilbert L. E. 1995. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 159-180.
- Medina M. C., Robbins R. K., Lamas G. 1996. Vertical stratification of flight by Ithomiine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) at Pakitza, Manu National Park - Peru, p. 211-216 in: Nilson D. E., Sandoval A. (eds) *Manu. The biodiversity of southeastern Peru* Editorial Horizonte, Lima, Peru.
- Molleman F., Kop A., Brakefield P. M., DeVries P. J., Zwaan B. J. 2006. Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodiversity and Conservation* 15: 107-121.

- Papageorgis C. 1975. Mimicry in neotropical butterflies. *American Scientist* 63: 522-532.
- Price, P, Denno, R., Eubanks, M., Finke, D., Kaplan, I. 2011. *Insect Ecology. Behavior, populations and communities*. Cambridge University Press.
- Rodríguez. C. 2013. Eficiencia de atracción de cebos de carroña y fruta fermentada a escala temporal y espacial en una comunidad de mariposas (Lepidoptera: Nymphalidae) de un bosque seco del Ecuador. Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Católica, Quito, Ecuador.
- Sierra, R. (ed.). 1999. Propuesta preliminary de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y Ecociencia, Ecuador.
- Schulze C. H., Linsenmair K. E., Fiedler K. 2001. Understory versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rainforest. *Plant Ecology* 153: 133-152.
- Tirira, D. (Ed.) 2001. Libro rojo de los mamíferos del Ecuador. SIMBIOE, Ecuador.
- Velasco, N. 2008. Patrones de diversidad de comunidades de mariposas carroñeras del Chocó ecuatoriano en bosques primario e intervenido. Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Católica, Quito, Ecuador.

10. FIGURAS

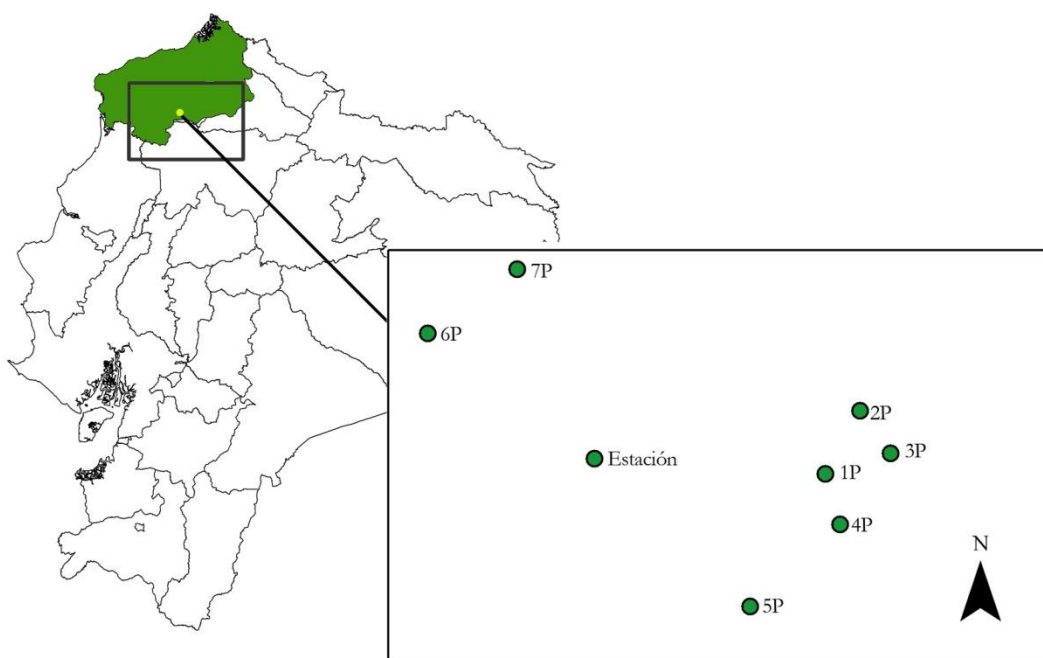


Figura 1. Mapa de la ubicación de la Reserva Río Canandé en la provincia de Esmeraldas, Ecuador. (Tomado de Checa M. F., 2008)

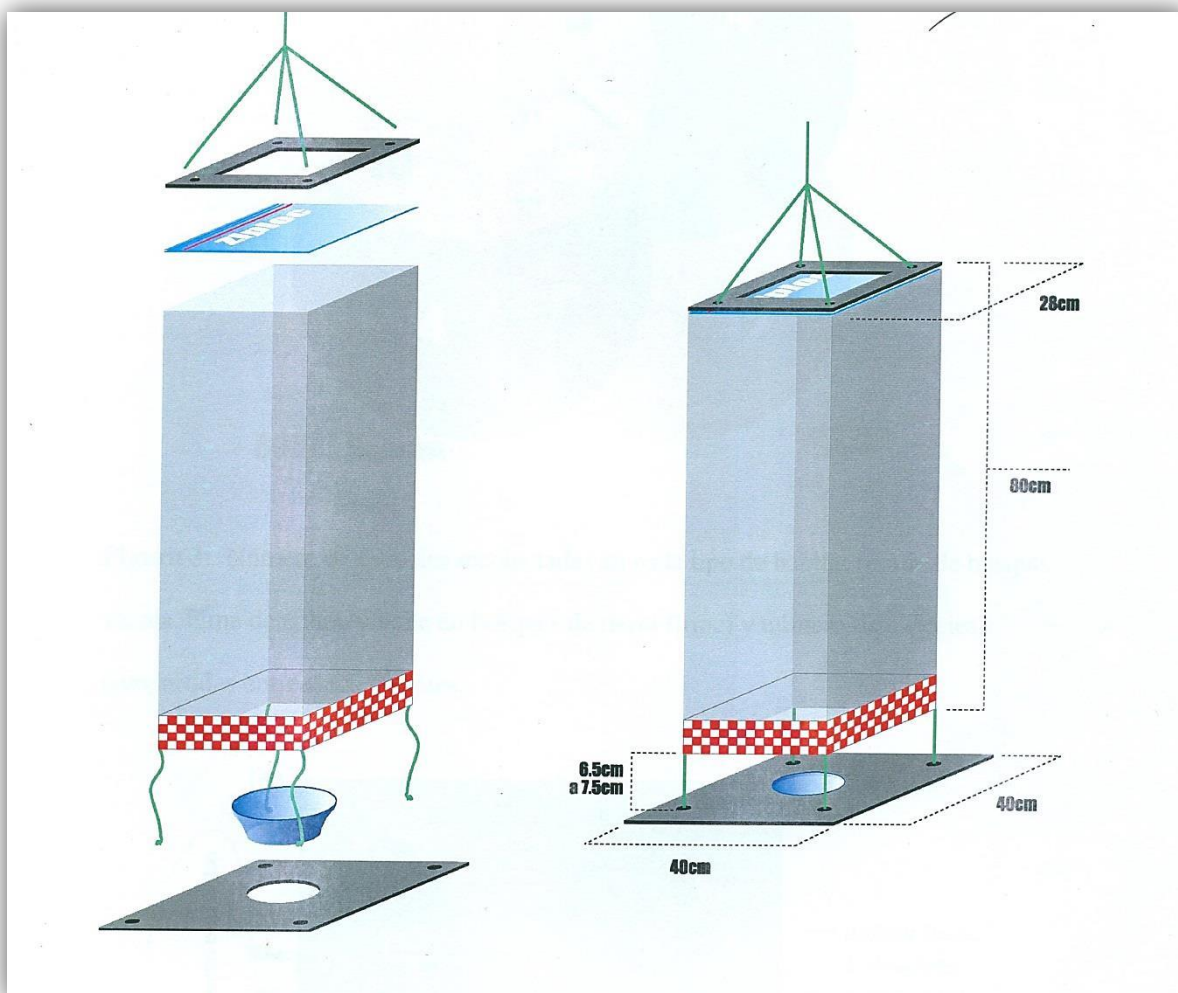


Figura 2. Esquema de la trampa Van Someren-Rydon utilizadas para recolectar las mariposas de las subfamilias de Nymphalidae a lo largo de un año de muestreo en la Reserva Río Canandé, Esmeraldas. (Tomado de Checa, 2006).

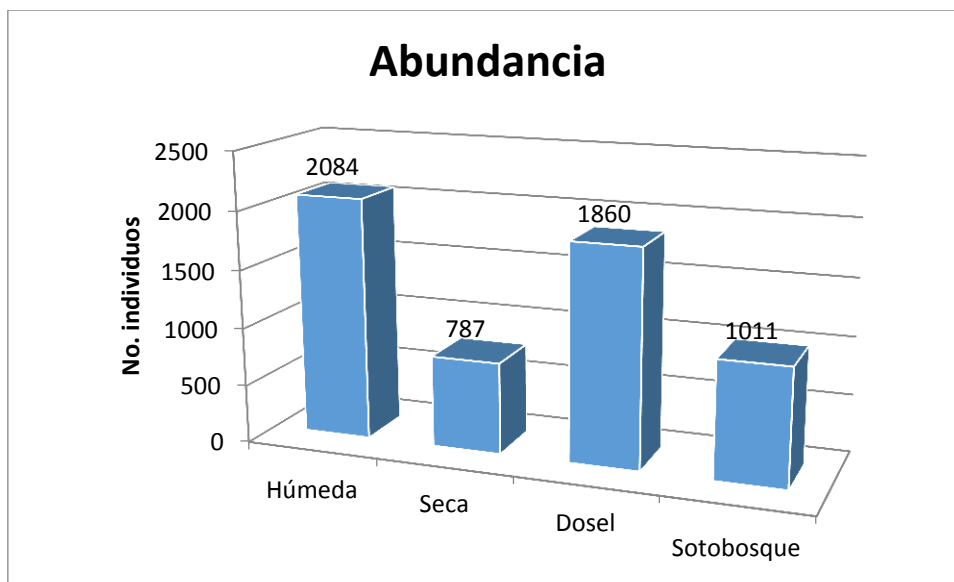


Figura 3. Distribución de la abundancia (N) de individuos en la comunidad de mariposas de Nymphalidae, según los factores: estación (Húmeda y Seca) y estrato (Dosel y Sotobosque).

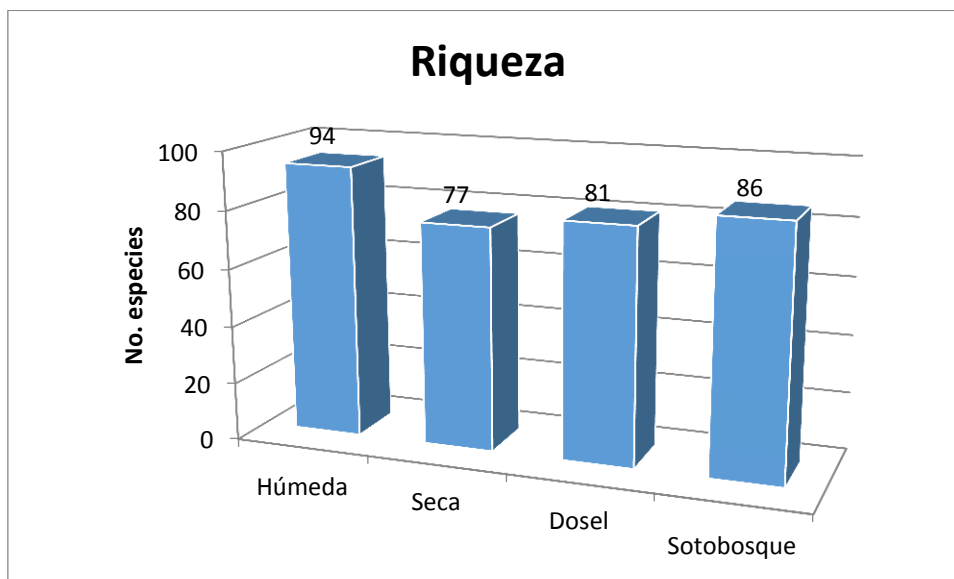


Figura 4. Distribución de la riqueza (S) de especies en la comunidad de mariposas de Nymphalidae, según factores: estación (Húmeda y Seca) y estrato (Dosel y Sotobosque).

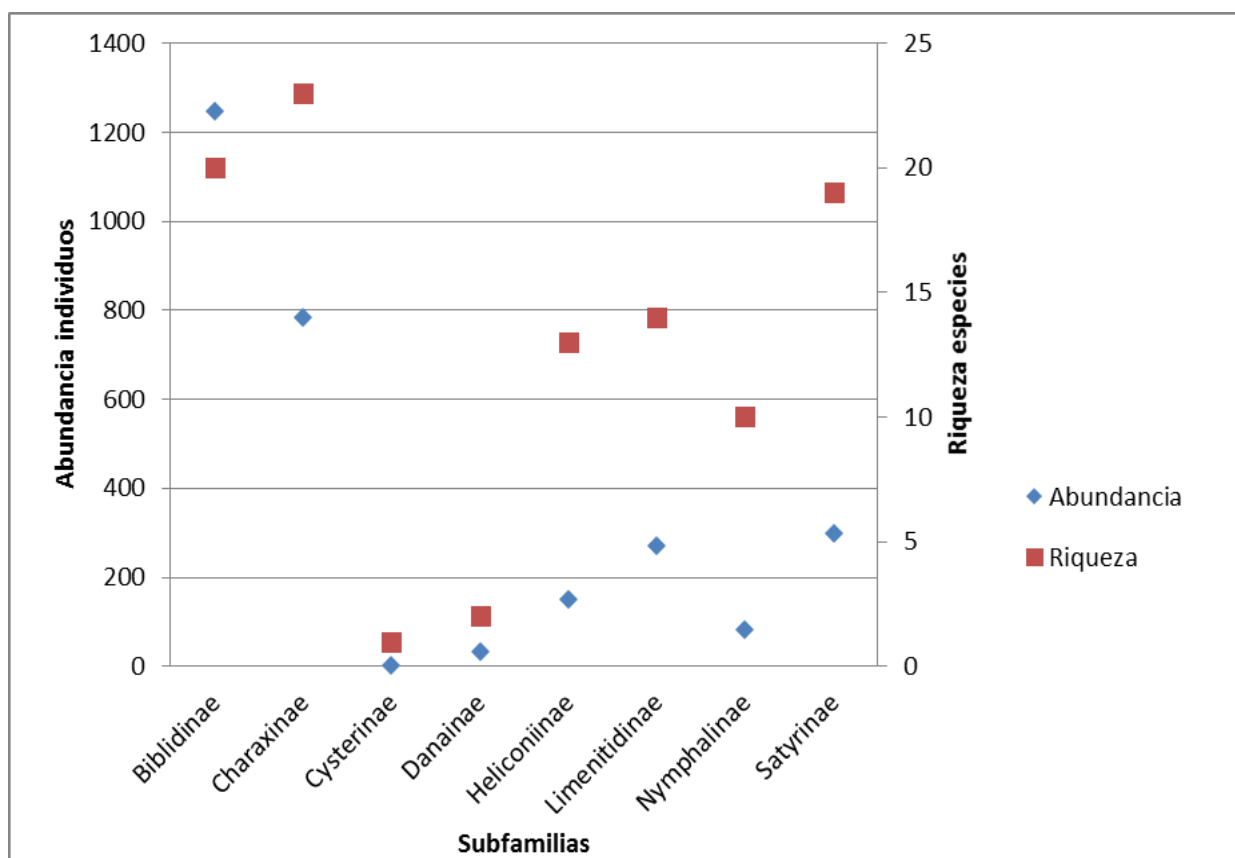


Figura 5. Variación de la abundancia de individuos (N) y la riqueza de especies (S) de mariposas de las subfamilias de Nymphalidae recolectadas desde enero del año 2006 a abril del 2007, en la Reserva Río Canandé.

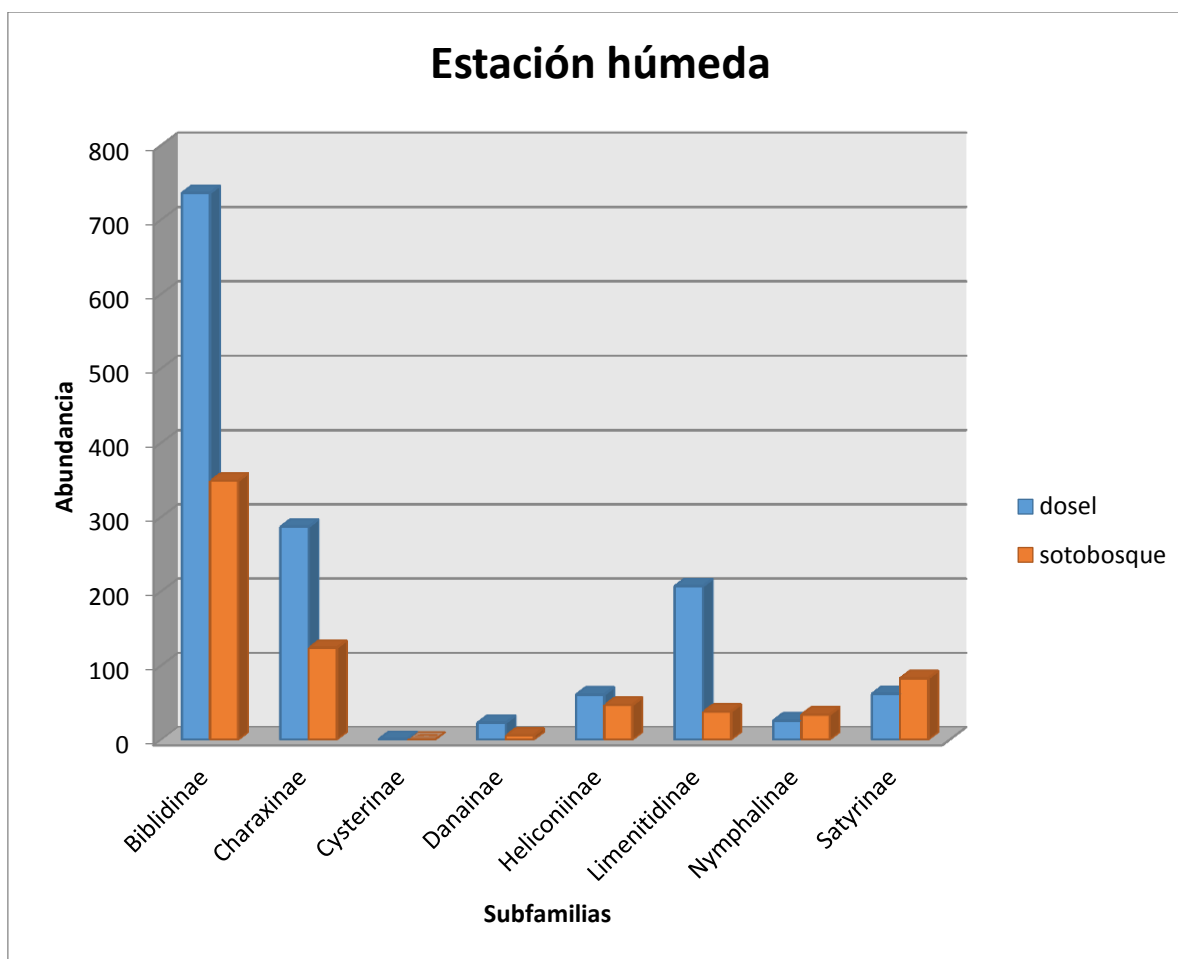


Figura 6. Número de individuos (N) de las subfamilias de Nymphalidae recolectados en el dosel y sotobosque de 7 parcelas de bosque primario, en la Reserva Río Canandé, durante la estación húmeda.

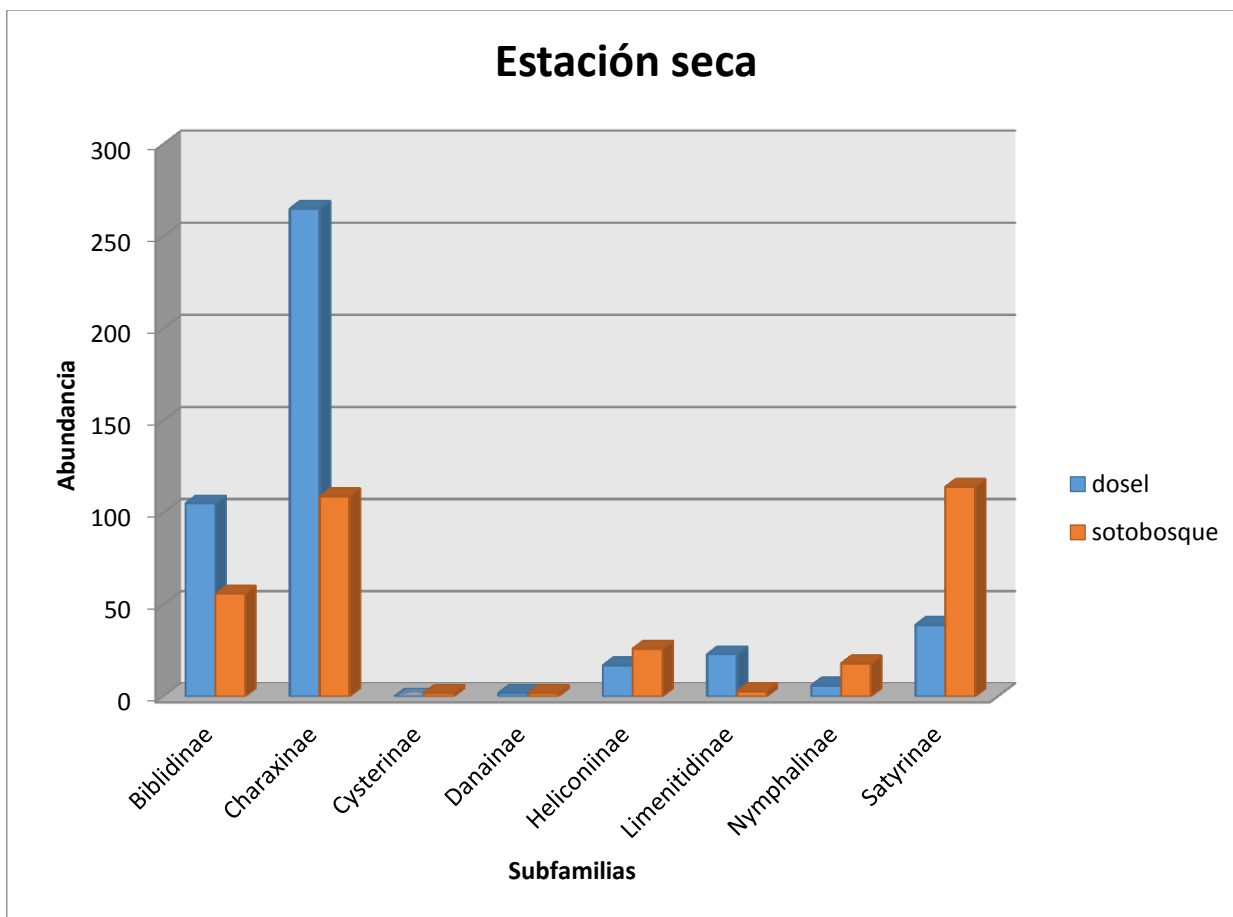


Figura 7. Número de individuos (N) de las subfamilias de Nymphalidae recolectados en el dosel y sotobosque de 7 parcelas de bosque primario, en la Reserva Río Canandé, durante la estación seca.

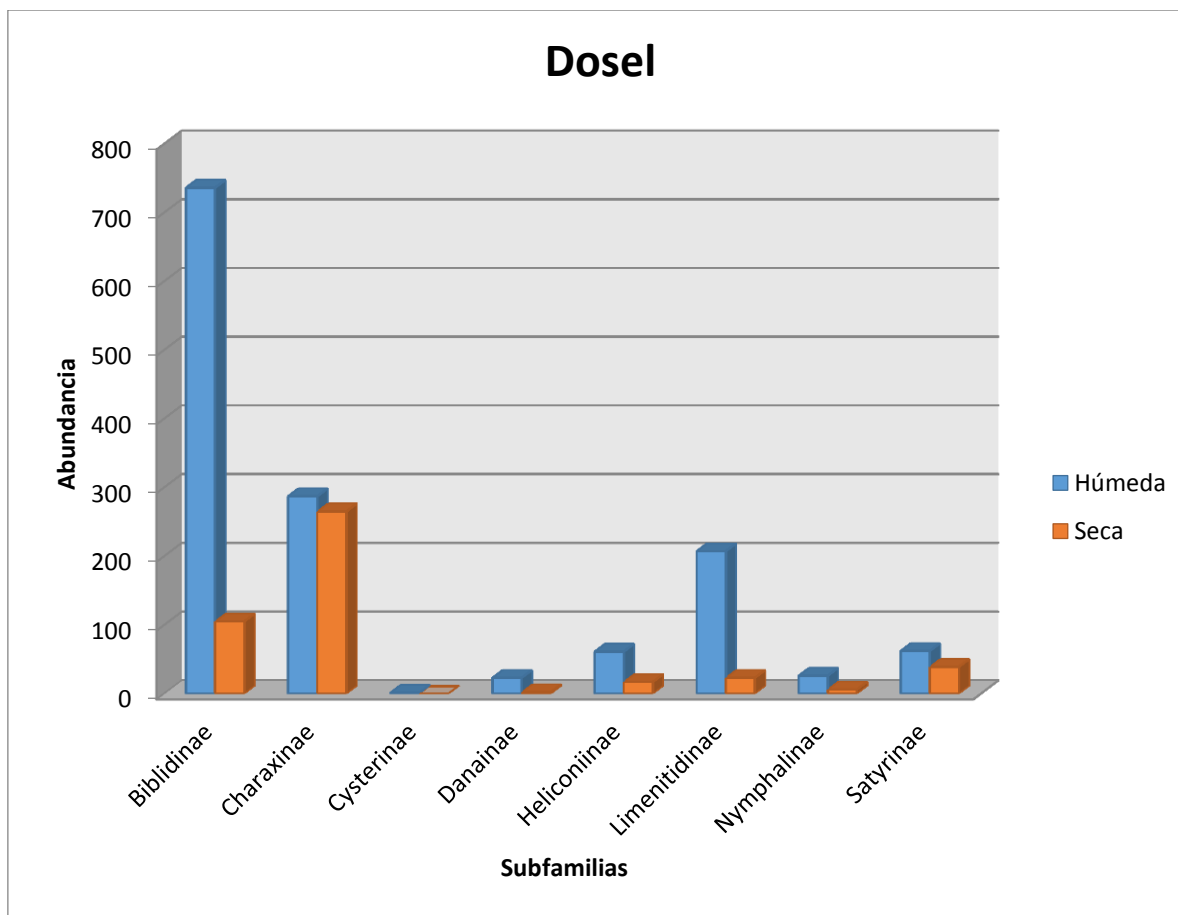


Figura 8. Número de individuos (N) de las subfamilias de Nymphalidae recolectados en el dosel, durante las estaciones húmeda y seca, dentro de 7 parcelas de bosque primario de la Reserva Río Canandé.

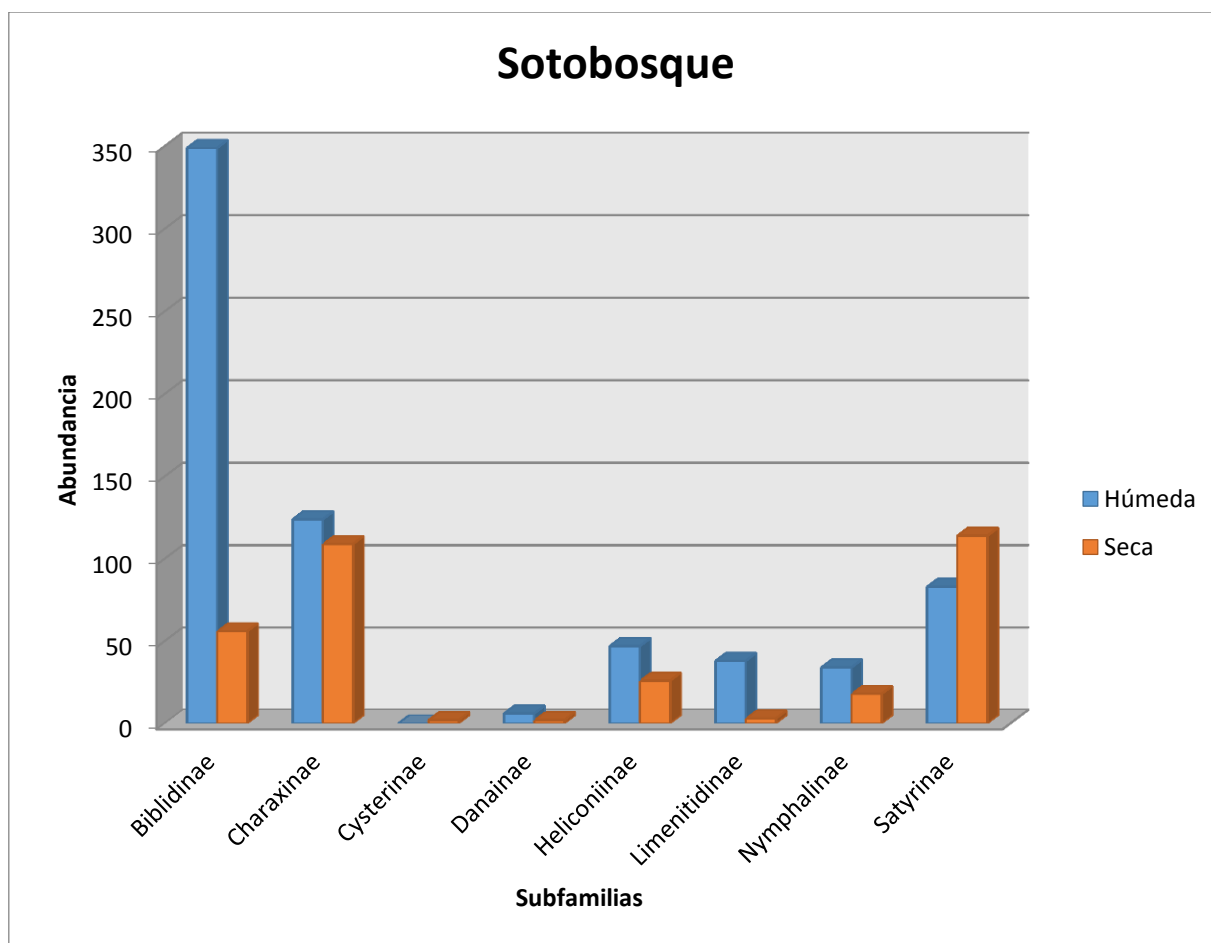


Figura 9. Número de individuos (N) de las subfamilias de Nymphalidae recolectados en el sotobosque, durante las épocas húmeda y seca, dentro de 7 parcelas de bosque primario de la Reserva Río Canandé.

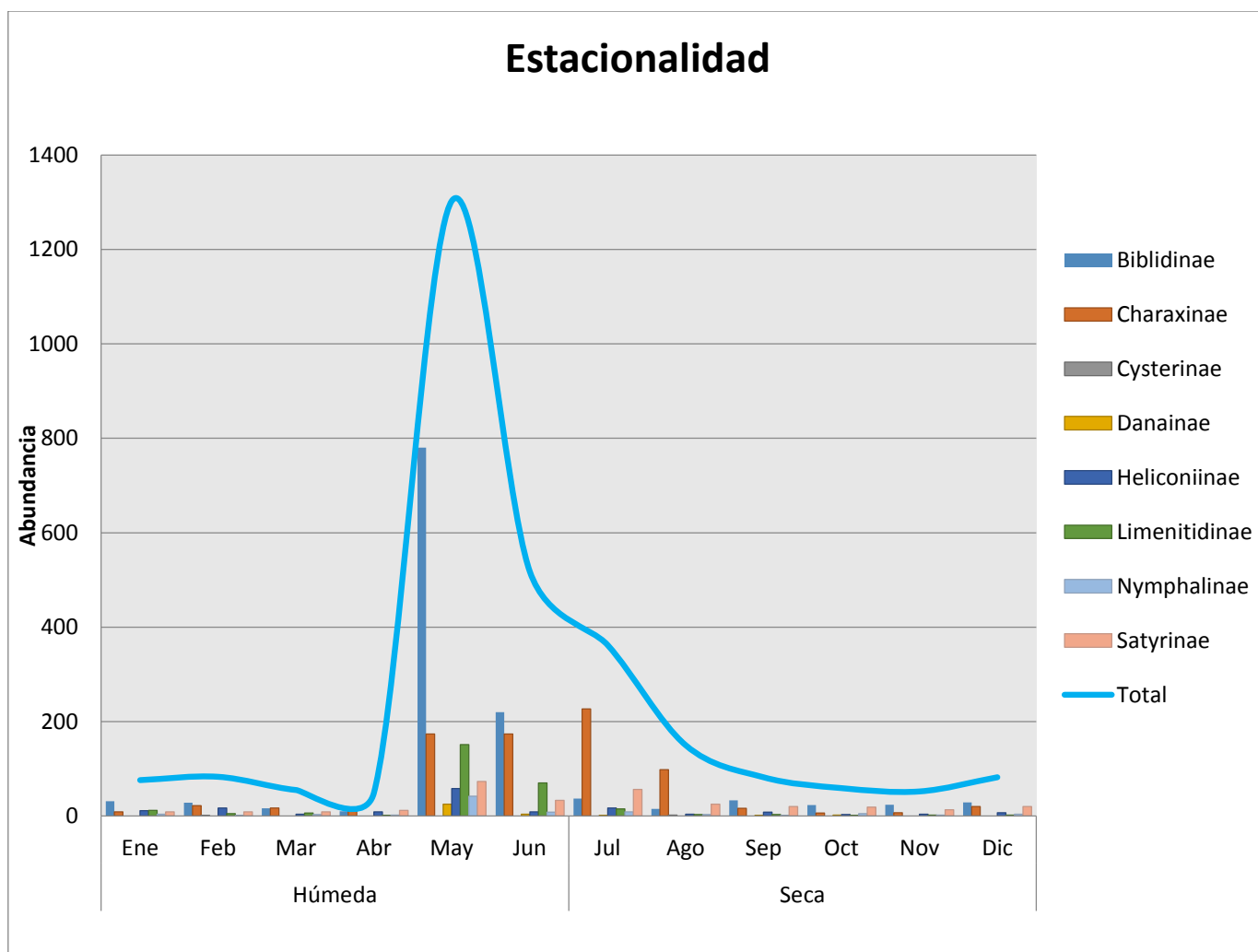


Figura 10. Gráfico de la variación temporal de la abundancia de individuos de cada subfamilia de Nymphalidae, a lo largo del año durante la estación húmeda y seca, en la Reserva Río Canandé, Esmeraldas-Ecuador. Se observa un pico en la abundancia (N) de individuos en los meses de Abril y Mayo.

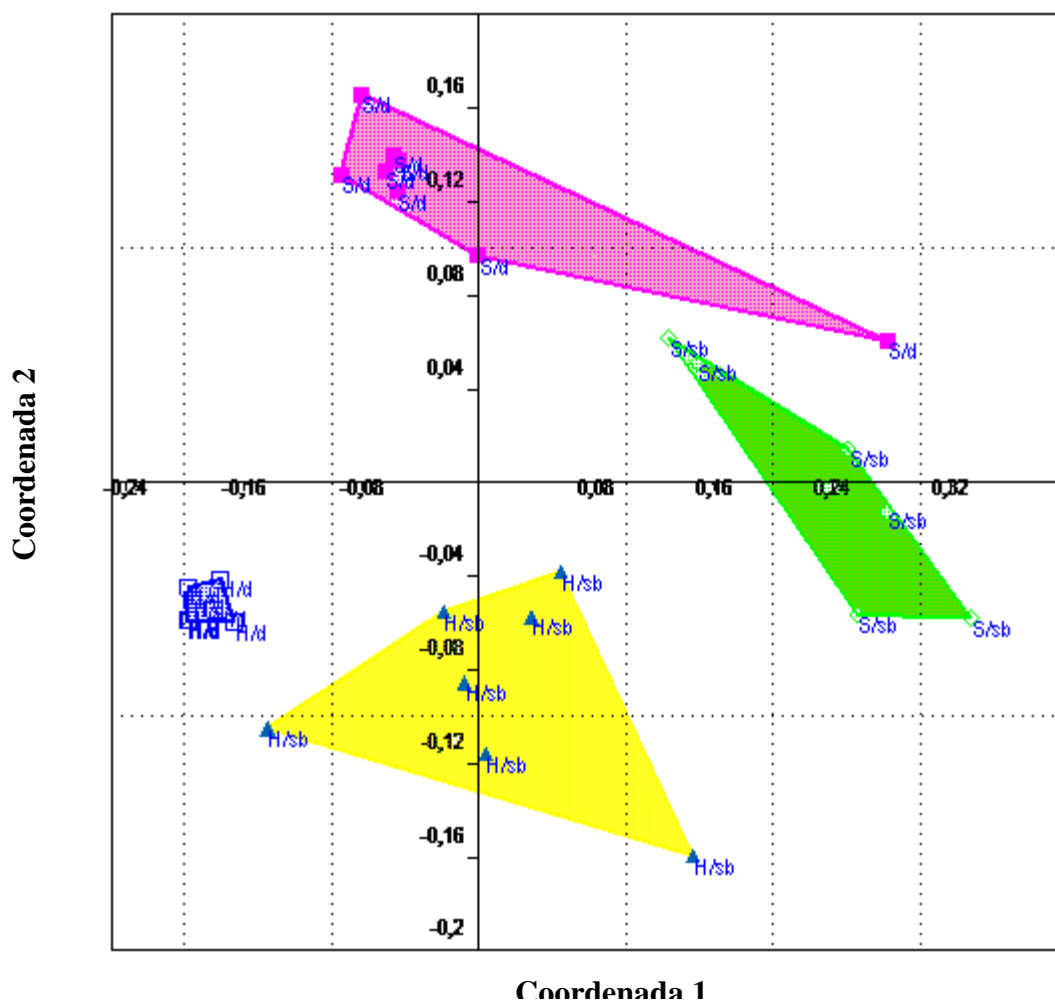


Figura 11. Composición y estructura de la comunidad de mariposas de la familia Nymphalidae. Resultados del análisis no paramétrico NMDS (Stress = 0,1523) de las especies recolectadas durante la estación húmeda y seca, enero del 2006 a abril del 2007; y en los estratos dosel y sotobosque, dentro la Reserva Río Canandé, Esmeraldas-Ecuador. Las comunidades se denominaron utilizando la siguiente nomenclatura: H/d = Húmeda/dosel, H/sb = Húmeda/sotobosque, S/d = Seca/dosel y S/sb = Seca/sotobosque.

11.TABLAS

Tabla 1. Abundancia (N) de individuos y riqueza (S) de especies de cada subfamilia de mariposas de la familia Nymphalidae registradas en este estudio.

Subfamilia	N	S
Biblidinae	1246	20
Charaxinae	785	23
Cysterinae	3	1
Danainae	33	2
Heliconiinae	151	13
Limenitidinae	271	14
Nymphalinae	84	10
Satyrinae	298	19
Total	2871	102

Tabla 2. Abundancia (N) de individuos y riqueza (S) de especies de la muestra total de mariposas de la familia Nymphalidae recolectadas en cada estación (húmeda y seca) y en cada estrato del bosque (dosel y sotobosque).

Factores		N	S
Estación	Húmeda	2084	94
	Seca	787	77
Estrato	Dosel	1860	81
	Sotobosque	1011	86

Tabla 3. Variación de la abundancia (*N*) de individuos de cada subfamilia de Nymphalidae y su relación estación-estrato.

Subfamilia	Húmeda		Total		Seca	
	dosel	sotobosque	Húmeda	dosel	sotobosque	Seca
Biblidinae	736	349	1085	105	56	161
Charaxinae	287	124	411	265	109	374
Cysterinae	1	0	1	0	2	2
Danainae	23	6	29	2	2	4
Heliconiinae	61	47	108	17	26	43
Limenitidinae	207	38	245	23	3	26
Nymphalinae	26	34	60	6	18	24
Satyrinae	62	83	145	39	114	153
Total general	1403	681	2084	457	330	787

Tabla 4. Variación de la riqueza (*S*) de especies de la comunidad de mariposas de Nymphalidae y su relación estación-estrato.

Subfamilia	Húmeda		Seca	
	dosel	sotobosque	dosel	sotobosque
Biblidinae	18	14	16	10
Charaxinae	19	17	16	15
Cysterinae	1	0	0	1
Danainae	1	1	2	2
Heliconiinae	8	11	8	7
Limenitidinae	12	8	4	3
Nymphalinae	8	8	4	4
Satyrinae	7	14	5	17
Total general	74	73	55	59

Tabla 5. Resultados de los GLMs para abundancia (N) de individuos en cada subfamilia de Nymphalidae y las interacciones entre estación-estrato. Los datos fueron transformados utilizando la fórmula del LN (VAR+1) para cumplir con el requisito de normalidad. Donde LN es el logaritmo natural y VAR es la Variable dependiente abundancia (N) de individuos.

Subfamilia	Factor	Tipo III suma de cuadrados	gl	F	Sig.
Biblidinae	Estación	24,599	1	67,049	0
	Estrato	6,234	1	16,991	0
	Estación*estrato	0,017	1	0,047	0,829
Charaxinae	Estación	0,062	1	0,18	0,675
	Estrato	6,75	1	19,807	0
	Estación*estrato	0,001	1	0,003	0,954
Heliconiinae	Estación	2,221	1	4,615	0,042
	Estrato	0,024	1	0,05	0,825
	Estación*estrato	0,724	1	1,504	0,232
Limenitidinae	Estación	20,608	1	129,135	0
	Estrato	12,941	1	81,093	0
	Estación*estrato	0,41	1	2,568	0,122
Nymphalinae	Estación	2,945	1	10,198	0,004
	Estrato	1,3	1	4,5	0,044
	Estación*estrato	0,049	1	0,171	0,683
Satyrinae	Estación	0,005	1	0,039	0,845
	Estrato	2,96	1	25,012	0
	Estación*estrato	0,873	1	7,379	0,012
Total	Estación	2,856	1	16,554	0
	Estrato	4,989	1	28,912	0
	Estación*estrato	0,356	1	2,061	0,164

Tabla 6. Resultados de los GLMs para riqueza (*S*) de especies en cada subfamilia de Nymphalidae y las interacciones con la estación y el estrato. Los datos fueron transformados utilizando la fórmula del LN (VAR+1) para cumplir con el requisito de normalidad. Donde LN es logaritmo natural y VAR es la variable dependiente riqueza *S* de especies.

Subfamilia	Factor	Tipo III suma de cuadrados	gl	F	Sig.
Biblidinae	Estación	1,903	1	17,881	0
	Estrato	0,988	1	9,287	0,006
	Estación*estrato	0,178	1	1,67	0,209
Charaxinae	Estación	0,004	1	0,038	0,847
	Estrato	0,411	1	4,094	0,054
	Estación*estrato	0,015	1	0,151	0,701
Heliconiinae	Estación	0,389	1	1,39	0,25
	Estrato	0,108	1	0,388	0,539
	Estación*estrato	0,084	1	0,3	0,589
Limenitidinae	Estación	5,364	1	54,468	0
	Estrato	3,995	1	40,568	0
	Estación*estrato	0,006	1	0,061	0,807
Nymphalinae	Estación	2,035	1	17,972	0
	Estrato	0,223	1	1,967	0,174
	Estación*estrato	0,003	1	0,028	0,868
Satyrinae	Estación	0	1	0,003	0,959
	Estrato	5,272	1	83,684	0
	Estación*estrato	0,183	1	2,912	0,101
Total	Estación	0,789	1	15,931	0,001
	Estrato	0,044	1	0,896	0,353
	Estación*estrato	0,033	1	0,663	0,423

Tabla 7. Abundancia (*N*) de individuos de cada subfamilia de Nymphalidae recolectados dentro de cada estrato (dosel y sotobosque) y en cada estación (húmeda y seca).

Subfamilia	Estrato		Estación	
	dosel	sotobosque	Húmeda	Seca
Biblidinae	841	405	1085	161
Charaxinae	552	233	411	374
Cysterinae	1	2	1	2
Danainae	25	8	29	4
Heliconiinae	78	73	108	43
Limenitidinae	230	41	245	26
Nymphalinae	32	52	60	24
Satyrinae	101	197	145	153
Total	1860	1011	2084	787

Tabla 8. Resultados del ANOSIM. Calculado en base al índice de similitud Bray-Curtis, para las comunidades de Nymphalidae encontradas durante las estaciones (H = Húmeda, S = Seca), y los estratos (d = dosel, sb = sotobosque). El análisis muestra los valores *p* corregidos (Bonferroni) y las diferencias significativas entre las interacciones.

	H/d	H/sb	S/d	S/sb
H/d		0,0042	0,0012	0,0048
H/sb	0,0042		0,0042	0,0036
S/d	0,0012	0,0042		0,003
S/sb	0,0048	0,0036	0,003	

Tabla 9. Resultados del análisis multivariado SIMPER. Se muestran las cinco especies que tienen una contribución individual mayor y acumulativa para la separación de comunidades a través del tiempo y espacio.

Especies	Contribución	% Acumulado
<i>Diaethria marchalii</i>	19,5	25,72
<i>Adelpha phylaca pseudathalia</i>	4,437	31,57
<i>Fountainea ryphea ecuadorialis</i>	4,28	37,21
<i>Memphis cleomestra cleomestra</i>	3,526	41,86
<i>Memphis moruus</i>	2,207	44,78

12. ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de mariposas de la comunidad de Nymphalidae recolectadas dentro de cada estación y estrato del bosque primario. Datos de todas las subfamilias y abundancia de individuos colectados desde enero del 2006 a abril del 2007 en la Reserva Río Canandé, Esmeraldas-Ecuador.

Húmeda			Total	Seca		Total	Total
Especies	Dosel	Sotobosque	Húmeda	Dosel	Sotobosque	Seca	general
Biblidinae							
<i>Callicore lyca odilia</i>	1	0	1	0	0	0	1
<i>Catonephele numilia esite</i>	45	13	58	4	0	4	62
<i>Catonephele orites</i>	2	9	11	0	1	1	12
<i>Diaethria marchalii</i>	546	217	763	16	2	18	781
<i>Eunica alpais araucana</i>	3	1	4	2	0	2	6
<i>Eunica chlororhoa</i>	0	2	2	1	1	2	4
<i>Eunica norica occia</i>	4	0	4	1	0	1	5
<i>Eunica orphise</i>	1	0	1	1	0	1	2
<i>Eunica pomona pomona</i>	3	0	3	6	0	6	9
<i>Eunica sydonia sydonia</i>	0	0	0	3	0	3	3
<i>Hamadryas amphinome</i>	26	3	29	7	0	7	36
<i>fumosa</i>							
<i>Hamadryas arinome ariensis</i>	1	1	2	0	2	2	4
<i>Hamadryas laodamia saurites</i>	14	3	17	0	0	0	17

<i>Nessaea aglaura thalia</i>	3	32	35	1	13	14	49
<i>Pyrrhogyra amphiro juani</i>	6	1	7	4	0	4	11
<i>Pyrrhogyra crameri undine</i>	22	9	31	31	8	39	70
<i>Pyrrhogyra neaerea</i>	1	0	1	1	1	2	3
<i>Pyrrhogyra otolais nasica</i>	2	21	23	5	17	22	45
<i>Temenis laothoe hondurensis</i>	31	10	41	15	3	18	59
<i>Temenis pulchra pulchra</i>	25	27	52	7	8	15	67
Charaxinae							
<i>Archaeoprepona camilla</i>	0	0	0	1	11	12	12
<i>camilla</i>							
<i>Archaeoprepona demophon</i>	5	2	7	10	14	24	31
<i>muson</i>							
<i>Archaeoprepona demophoon</i>	1	0	1	3	1	4	5
<i>gulina</i>							
<i>Consul fabius</i>	0	1	1	0	1	1	2
<i>Consul panariste pandrosa</i>	1	7	8	2	15	17	25
<i>Fountainia ryphea</i>	104	16	120	59	8	67	187
<i>ecuadorialis</i>							
<i>Hypna clytemnestra negra</i>	0	1	1	0	0	0	1
<i>Memphis anna elina</i>	1	0	1	3	1	4	5
<i>Memphis aulica gudrun</i>	3	2	5	5	4	9	14
<i>Memphis aureola</i>	1	1	2	3	0	3	5
<i>Memphis chaeronea</i>	29	4	33	35	9	44	77

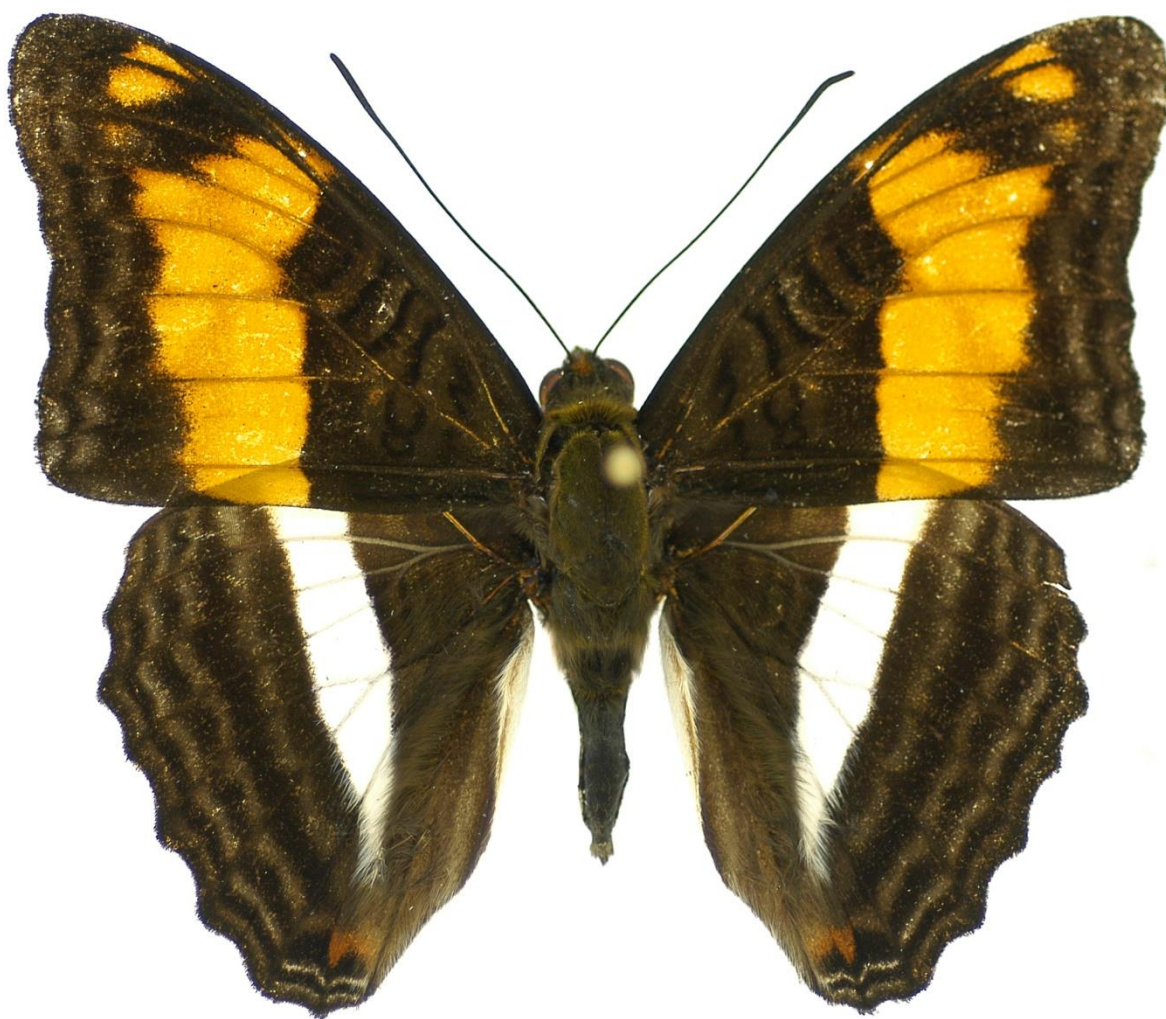
<i>Memphis cleomestra</i>	66	35	101	60	13	73	174
<i>cleomestra</i>							
<i>Memphis glauce centralis</i>	16	4	20	6	0	6	26
<i>Memphis mora annetta</i>	12	6	18	11	6	17	35
<i>Memphis moruus</i>	26	14	40	44	3	47	87
<i>Memphis nenia</i>	6	18	24	11	13	24	48
<i>Prepona amydon frontina</i>	1	0	1	0	0	0	1
<i>Prepona gnorima jordani</i>	0	1	1	0	0	0	1
<i>Prepona laertes octavia</i>	4	1	5	2	1	3	8
<i>Prepona philipponi</i>	2	0	2	0	0	0	2
<i>Siderone galanthis</i>	1	1	2	0	0	0	2
<i>angustifascia</i>							
<i>Zaretis isidora</i>	6	10	16	10	9	19	35
<i>Zaretis pythagoras</i>	2	0	2	0	0	0	2
Cysterinae							
<i>Marpesia chiron</i>	1	0	1	0	2	2	3
Danainae							
<i>Lycorea halia fasciata</i>	0	0	0	1	1	2	2
<i>Tithorea harmonia manabiana</i>	23	6	29	1	1	2	31
Heliconiinae							
<i>Dione junio junio</i>	1	0	1		0	0	1
<i>Dryas iulia moderata</i>	17	4	21	1	0	1	22
<i>Eueides aliphera aliphera</i>	0	1	1	0	0	0	1

<i>Eueides isabella ecuadoriensis</i>	2	0	2	0	0	0	2
<i>Heliconius atthis</i>	0	6	6	1	1	2	8
<i>Heliconius cydno alithea</i>	4	16	20	2	14	16	36
<i>Heliconius doris viridis</i>	9	8	17	1	1	2	19
<i>Heliconius eleuchia primularis</i>	0	1	1	0	5	5	6
<i>Heliconius erato cyrbia</i>	0	4	4	0	1	1	5
<i>Heliconius hecale australis</i>	4	1	5	3	0	3	8
<i>Heliconius hecalesia eximius</i>	12	1	13	6	0	6	19
<i>Heliconius sapho candidus</i>	0	2	2	0	3	3	5
<i>Heliconius sara sprucei</i>	12	3	15	3	1	4	19
Limenitidinae							
<i>Adelpha attica hemileuca</i>	1	0	1	0	1	1	2
<i>Adelpha barnesia leucas</i>	22	2	24	1	0	1	25
<i>Adelpha basiloides</i>	0	1	1	0	0	0	1
<i>Adelpha cocala lorzae</i>	0	1	1	0	1	1	2
<i>Adelpha erotia erotia</i>	14	1	15	7	0	7	22
<i>Adelpha fabricia</i>	1	0	1	0	0	0	1
<i>Adelpha heraclea heraclea</i>	7	3	10	1	0	1	11
<i>Adelpha hesterbergi</i>	2	0	2	0	0	0	2
<i>Adelpha iphiclus estrecha</i>	3	0	3	0	0	0	3
<i>Adelpha melona deborah</i>	1	0	1	0	0	0	1
<i>Adelpha messana messana</i>	1	0	1	0	0	0	1
<i>Adelpha naxia naxia</i>	9	2	11	0	0	0	11

<i>Adelpha phylaca pseudathalia</i>	142	26	168	14	1	15	183
<i>Adelpha zina zina</i>	4	2	6	0	0	0	6
Nymphalinae							
<i>Castilia eranites</i>	0	1	1	0	0	0	1
<i>Colobura annulata</i>	2	2	4	0	0	0	4
<i>Colobura dirce dirce</i>	2	6	8	0	2	2	10
<i>Eresia alsina quintilla</i>	2	3	5	2	3	5	10
<i>Eresia clio reducta</i>	2	5	7	0	0	0	7
<i>Eresia ithomioides cissia</i>	1	0	1	0	1	1	2
<i>Historis acheronta acheronta</i>	2	0	2	0	0	0	2
<i>Siproeta stelenes sophene</i>	2	4	6	1	0	1	7
<i>Smyrna blomfieldia blomfieldia</i>	13	1	14	2	0	2	16
<i>Tigridia acesta columbina</i>	0	12	12	1	12	13	25
Satyrinae							
<i>Caerois gerdrudtus vespertilio</i>	0	4	4	0	8	8	12
<i>Caligo atreus agesilaus</i>	0	11	11	0	24	24	35
<i>Caligo bellerophon</i>	0	0	0	0	1	1	1
<i>Caligo brasiliensis morpheus</i>	1	6	7	0	21	21	28
<i>Caligo zeuxippus zeuxippus</i>	0	3	3	0	3	3	6
<i>Catoblepia orgetorix magnalis</i>	0	5	5	0	12	12	17
<i>Catoblepia xanthicles</i>	0	1	1	0	4	4	5
<i>occidentalis</i>							
<i>Dulcedo polita</i>	0	1	1	0	1	1	2

<i>Haetera piera macleannania</i>	0	0	0	0	1	1	1
<i>Hermeuptychia hermes</i>	0	4	4	1	2	3	7
<i>Magneuptychia mycalesis</i>	1	1	2	0	0	0	2
<i>Manataria hercyna maculata</i>	3	12	15	4	3	7	22
<i>Megeuptychia antonoe</i>	49	8	57	27	4	31	88
<i>Opsiphanes cassina numatius</i>	5	24	29	6	21	27	56
<i>Opsiphanes quiteria angostura</i>	0	0	0	0	3	3	3
<i>Opsiphanes tamarindi corrosus</i>	2	1	3	1	3	4	7
<i>Opsiphanes zelotes zelotes</i>	0	0	0	0	2	2	2
<i>Pseudodebis celia</i>	0	0	0	0	1	1	1
<i>Pseudodebis puritana</i>	1	2	3	0	0	0	3
Total general	1403	681	2084	457	330	787	2871

Anexo 2. Fotografía del lado dorsal de las especies de la familia Nymphalidae recolectadas en la Reserva Río Canandé que tienen una contribución individual mayor y acumulativa para la separación de comunidades a través del tiempo y espacio según el análisis multivariado SIMPER (Tomado de Checa M., 2008).



Adelpha phylaca pseudathalia

Continuación Anexo 2. Fotografía del lado dorsal de las especies de la familia Nymphalidae recolectadas en la Reserva Río Canandé que tienen una contribución individual mayor y acumulativa para la separación de comunidades a través del tiempo y espacio según el análisis multivariado SIMPER (Tomado de Checa M., 2008).



Diaethria marchalii

Continuación Anexo 2. Fotografía del lado dorsal de las especies de la familia Nymphalidae recolectadas en la Reserva Río Canandé que tienen una contribución individual mayor y acumulativa para la separación de comunidades a través del tiempo y espacio según el análisis multivariado SIMPER (Tomado de Checa M., 2008).



Fountainea ryphea ecuadorialis

Continuación Anexo 2. Fotografía del lado dorsal de las especies de la familia Nymphalidae recolectadas en la Reserva Río Canandé que tienen una contribución individual mayor y acumulativa para la separación de comunidades a través del tiempo y espacio según el análisis multivariado SIMPER (Tomado de Checa M., 2008).



Memphis cleomestra cleomestra

Continuación Anexo 2. Fotografía del lado dorsal de las especies de la familia Nymphalidae recolectadas en la Reserva Río Canandé que tienen una contribución individual mayor y acumulativa para la separación de comunidades a través del tiempo y espacio según el análisis multivariado SIMPER (Tomado de Checa M., 2008).



Memphis moruus